# Evolution verschiedener Lebensformtypen innerhalb basaler Teilgruppen der Faltenwespen (Hymenoptera, Vespidae)

V. MAUSS

**Abstract**: **Evolution of different life forms within basal taxa of the diplopterous wasps (Hymenoptera, Vespidae).** The diplopterous wasps offer the possibility to reconstruct the evolutionary history of the formation of different life forms, since the phylogenetic relationships within the monophylum are sufficiently known and bionomical information is available for at least some members of all relevant taxa. Nutrition and nesting behaviour are summarized for all basal taxa of the Vespidae and hypotheses are worked out about the evolution of the different life forms within the basal clades. Within the stem line of the Vespidae three apomorphic behavioural complexes evolved. First of all, this is the construction of a subterranean, multicellular nest before searching for prey. The nest is excavated by the nester in hard ground and surmounted by an entrance turret constructed from earth extracted from within the burrow. Excavation is facilitated by softening the soil with water collected at water sites. Secondly, egg-laying precedes brood cell provisioning, and thirdly, brood cells are mass-provisioned with several small larvae of holometabolic insects. Adult nutrition corresponds with the plesiomorphic state in the ground pattern of the [Scoliidae + Vespidae], that is they take up nectar from open flowers and use pollen as their main protein source. This life form is still present in the recent members of the Euparagiinae. It probably also existed in the stem species of the [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]. From this plesiomorphic condition a bee-like life form has evolved within the stem line of the Masarinae, so that females at present provision their brood cells with pollen and nectar as larval diet. The stem species of the Masarinae retained the plesiomorphic state of nesting in hard ground in self-excavated burrows. From this ground pattern aerial nests consisting of mud-cells attached to stones or plants evolved two times independently within the Masarinae. The transition from ground to aerial nesting occurred several times within the Eumeninae as well. Within the stem line of the [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] a distinct change in adult nutrition took place. Prey became the major protein source of the females whereas the importance of pollen diminished. However, carbohydrates were still mainly obtained in the form of nectar from flowers with open nectaries. Within the Vespidae social communities with at least temporal division of labour evolved only once in the stem line of the [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]. This was accompanied by the formation of an aerial nest with brood cells arranged in a comb.

**Key words**: Vespidae, evolutionary scenario, bionomics, behaviour, nest, nutrition.

## Einleitung

Die Rekonstruktion der Entwicklungsgeschichte verschiedener Lebensformen innerhalb einer geschlossenen Abstammungsgemeinschaft (einem Monophylum sensu AX 1984: 31) erfordert neben einer Verwandtschaftsanalyse umfangreiche Informationen zur Bionomie der zugehörigen Taxa. Als bionomische Merkmale werden dabei alle ethologischen, ökologischen und physiologischen Eigenschaften sämtlicher Entwicklungsstadien eines Taxons aufgefasst. Sie können ebenso wie morphologische Merkmale homologisiert und rational in distinkte, alternative Merkmalszustände unterteilt werden (HENNIG 1982, WENZEL 1992, MILLER & WENZEL 1995), auch wenn die Charakterisierung der Merkmalszustände manchmal schwieriger sein kann (WENZEL 1992).

Grundsätzlich lassen sich qualitative und quantitative bionomische Merkmale unterscheiden. Bei qualitativen bionomischen Merkmalen stehen die Kategorien der Merkmalszustände nicht in zahlenmäßiger Beziehung zueinander und die gewonnenen Daten sind dementsprechend nominalskaliert. So verwenden z. B. viele Faltenwespenarten Beutetiere als Larvenproviant, während andere dafür Pollen nutzen. Im Gegensatz dazu unterscheiden sich die Merkmalszustände quantitativer bionomischer Merkmale nur hinsichtlich der Größe oder Frequenz der jeweiligen Variablen und sind mindestens ordinalskaliert. Typische quantitative Merkmale wären beispielsweise die mittlere Paarungsfrequenz oder Kopulationsdauer verschiedener Taxa. Die Erhebung bionomischer Daten ist oft schwierig, insbesondere weil viele Arten selten oder schwer im

Denisia **20**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **66** (2007): 701-722

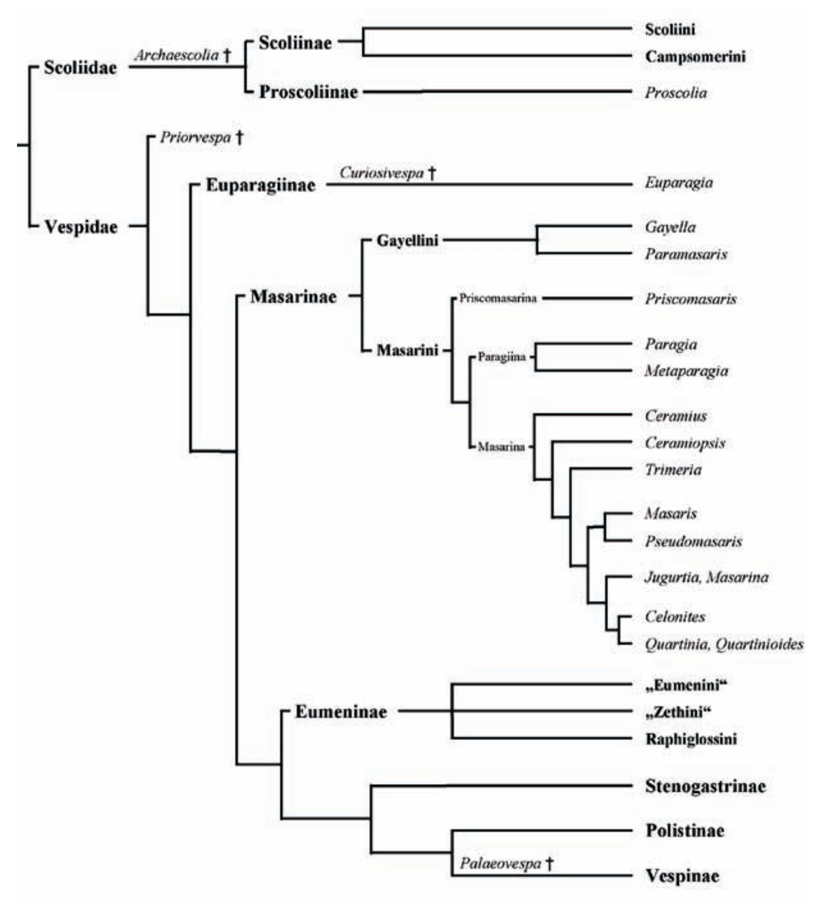



**Abb. 1**: Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der [Vespidae + Scoliidae] kombiniert nach CARPENTER 1982, 1988a, 1993, 1996, 2003, CARPENTER & CUMMING 1985, CARPENTER & RASNITSYN 1990, GESS 1998, KRENN et al. 2002, OSTEN 1988, POINAR 2005, RASNITSYN 1993. († = Taxon nur fossil bekannt; potentielle Stammgruppenvertreter sind oberhalb der Stammlinie eines Taxons verzeichnet).

Gelände zu beobachten sind. Auch die Haltung im Labor ist häufig nicht oder nur eingeschränkt möglich, so dass standardisierte, vergleichende Erfassungen sehr zeitaufwendig sind. Für etliche Taxa liegen daher bisher lediglich unsystematisch erhobene Zufallsbeobachtungen qualitativer bionomischer Merkmale vor, von vielen anderen ist die Bionomie praktisch unbekannt. Metaanalysen publizierter bionomischer Daten werden darüber hinaus oft durch Defizite in der Dokumentation der Beobachtungen erschwert, denn nur ausreichend detaillierte Beschreibungen erlauben eine nachträgliche Abschätzung der Homologiewahrscheinlichkeit der Merkmale.

Faltenwespen gehören zu den bekanntesten Insekten und sind auch dem Laien vertraut. Weltweit umfasst die Gruppe mehr als 4600 Arten (CARPENTER 1982), von denen etwa 80 in Mitteleuropa vorkommen (MAUSS & TREIBER 1994). Sie bieten gute Voraussetzungen für die Rekonstruktion der Entstehungsgeschichte verschiedener Lebensformtypen, da die Verwandtschaftsbeziehungen der Teilgruppen hinreichend bekannt sind und qualitative bionomische Daten zumindest von einzelnen Vertretern aller relevanten Taxa vorliegen.

Viele Untersuchungen zur Bionomie von Faltenwespen folgen soziobiologischen Fragestellungen und konzentrieren sich daher auf die sozialen Teilgruppen. Die ebenso interessanten, solitär lebenden, basalen Taxa wurden dagegen bisher wenig berücksichtigt. Ziel des nachfolgenden Szenarios ist es, einen Überblick über die Bionomie dieser basalen Teiltaxa der Faltenwespen zu geben und Hypothesen zur Evolution der verschiedenen Lebensformtypen innerhalb dieser Taxa zu formulieren. Dabei bleibt das Paarungssystem unberücksichtigt, weil hierzu bisher nur von wenigen Arten vergleichbare Untersuchungen vorliegen.

## Stammesgeschichte der Faltenwespen (Vespidae)

Die Monophylie der Faltenwespen ist durch eine Reihe von Apomorphien gut gesichert. Besonders auffällig sind dabei die stark verlängerte erste Medialzelle im Vorderflügel (CARPENTER 1982), mehrere abgeleitete Merkmale im Bau des Mesosomas (BROTHERS & CARPENTER 1993) und spitze Paramere im männlichen Genitalapparat (CARPENTER 1982). Die Schwestergruppe der Faltenwespen sind wahrscheinlich die Dolchwespen (Scoliidae) (Abb. 1; BROTHERS & CARPENTER 1993, BROTHERS 1999, RONQUIST 1999). Die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Vespidae wurden von ARÉVALO et al. (2004), CARPENTER (1982, 1987, 1988a, b, 1993, 1996), CARPENTER & CUMMING (1985), CARPENTER & PERERA (2006), CARPENTER & RASNITSYN (1990), GESS (1998) und KRENN et al. (2002) überwiegend anhand morphologischer Merkmale eingehend untersucht. Im Widerspruch zu den Ergebnissen dieser Arbeiten stehen molekulare Sequenzdaten der 16S mt-rDNA und der 28S rDNA von SCHMITZ & MORITZ (1998, 2000), die das Schwesterngruppenverhältnis zwischen den Stenogastrinae und den [Polistinae + Vespinae] nicht unterstützen. Eine Simultananalyse aller morphologischen, bionomischen und genetischen Merkmale nach Optimierung des Alignments der Sequenzdaten bestätigte aber erneut die in Abbildung 1 dargestellten Verwandtschaftsbeziehungen (CARPENTER 2003).

Fossil sind die Faltenwespen ebenso wie die Dolchwespen bereits aus der unteren Kreidezeit bekannt (CARPENTER & RASNITSYN 1990, RASNITSYN 1993). Die ältesten Vertreter sind Arten der ausgestorbenen Gattung *Priorvespa*, die gemeinsam die Schwestergruppe zu allen rezenten Faltenwespen bilden (CARPENTER & RASNITSYN 1990; Abb. 1). Vertreter von *Curiosivespa*

lebten vor etwa 90 Millionen Jahren in der mittleren und oberen Kreide und gehören bereits in die Stammgruppe der Euparagiinae (CARPENTER & RASNITSYN 1990, BROTHERS 1992). Reste einer fossilisierten Wabe zeigen, dass in der oberen Kreide, vor etwa 63 Millionen Jahren, auch schon eusoziale Vertreter der [Polistinae + Vespinae] vorhanden waren (WENZEL 1990, 1991). Die Trennung der basalen Teilgruppen der Faltenwespen war zu diesem Zeitpunkt also bereits abgeschlossen. Die ältesten Nachweise der Vespinae sind Funde von *Palaeovespa*-Arten aus Baltischem Bernstein (COCKERELL 1909, POINAR 2005). Sie stammen aus dem Eozän und sind etwa 40 Millionen Jahre alt (POINAR 2005).

## Evolution verschiedener Lebensformtypen

### Lebensweise von rezenten Vertretern der Dolchwespen (Scoliidae)

Die rezenten Vertreter der Scoliidae leben solitär und sind proterandrisch (BETREM 1928). Die wichtigste Kohlenhydratquelle der Imagines ist Nektar (MICHA 1927, OSTEN 1982), den sie von einem breiten Spektrum an Blütenpflanzen sammeln (STEINBERG 1962). Besucht werden dabei Pflanzensippen mit mäßig nektarhaltigen bis nektarreichen Blüten mit offen liegenden Nektarien, die zu Blütenkörben (Abb. 2), Dolden, Rispen, Doldenrispen oder anderen kopfigen bzw. traubigen Blütenständen mit einer ausreichenden Aufsitz- und Bewegungsfläche aggregiert sind (LANDECK 2002). Typische Nektarquellen sind dementsprechend verschiedene Asteraceae, Umbelliferae, Polygonaceae, Buddlejaceae, aber auch Lamiaceae wie Minze (*Mentha* sp.), Günsel (*Ajuga* sp.) oder Thymian (*Thymus* sp.) (OSTEN 1982). Imagines von *Proscolia* (Proscoliinae; OSTEN 1988) und mehrerer Arten der Campsomerini (MAUSS 2000) fressen in größerem Umfang Pollen. Es kann daher angenommen werden, dass Pollen eine wichtige Proteinquelle für die Imagines dieser Taxa darstellt und dass Pollenkonsumtion durch die Imagines vermutlich ein Grundmustermerkmal der Scoliidae war.

Soweit bekannt sind alle Dolchwespen Ektoparasitoide von Blatthornkäferlarven (Scarabaeoidea), selten auch von Rüsselkäferlarven (Curculionoidea) (GOULET & HUBER 1993: 211). Nach der Begattung graben die Weibchen im Boden nach Wirtslarven (OSTEN 1982), die in lockeren Böden leben. Beim Graben arbeiten die kräftigen Mandibeln der Weibchen schaufelartig gegeneinander (BETREM 1928, OSTEN 1982), wodurch sie auf die Dauer stark abgenutzt werden können (BETREM 1928). Die dichte Borstenreihe auf der Unterseite der Mandibeln funktioniert als Bürste: Einerseits wird der von den Mandibeln gelockerte Sand in Richtung auf die



**Abb. 2**: Weibchen der Dolchwespe *Megascolia maculata* (DRURY) auf dem Blütenstand einer Eselsdistel (*Onopordum* spec.). Die Dolchwespen bilden vermutlich die Schwestergruppe der Faltenwespen. Sie leben als Parasitoide. Dies entspricht der Lebensform im Grundmuster der Aculeata.

Extremitäten gefegt, andererseits werden lose Partikel auf dem Boden des entstehenden Hohlraums nach außen an die Wand gekehrt (OSTEN 1982). Das Labrum und der Labiomaxillarkomplex sind ebenfalls an der Grabtätigkeit beteiligt und dienen der Bewegung feiner Partikel (OSTEN 1982). Die gelockerte Erde wird mit den Vorderbeinen, deren Tibien und Tarsen seitlich lange Dornen tragen, nach hinten weggeharkt (BETREM 1928). Die Mittel- und Hinterbeine schieben die Erde mittels ihrer kranzförmig am Ende der Tarsenglieder vorhandenen langen Dornen weiter nach hinten. Hierdurch wird der Körper gleichzeitig in die ausgegrabene Höhlung nach vorn geschoben. Wenn ein Dolchwespenweibchen eine Käferlarve im Boden gefunden hat, paralysiert es diese mit seinem Giftstachel. Dann legt das Weibchen ein Ei auf das Beutetier und lässt es im Boden zurück. Später schlüpft aus dem Ei eine Dolchwespenlarve, die die Käferlarve nach und nach auffrisst. Dabei häutet sie sich wahrscheinlich viermal, bevor sie sich verpuppt (BETREM 1928). Nach Ablauf der Puppenruhe schlüpft die Imago der Dolchwespe und gräbt sich bis an die Bodenoberfläche nach oben. Das Grabverhalten tritt auch in Zusammenhang mit dem Ruheverhalten der Tiere auf, die sich regelmäßig über Nacht in den Boden eingraben (PIEK 1988).

### Lebensform im Grundmuster der [Scoliidae + Vespidae]

Aufgrund von Außengruppenvergleichen mit anderen Vertretern der Vespoidea kann postuliert werden, dass die Lebensform der Stammart der [Scoliidae + Vespidae] der von rezenten Vertretern der Dolchwespen

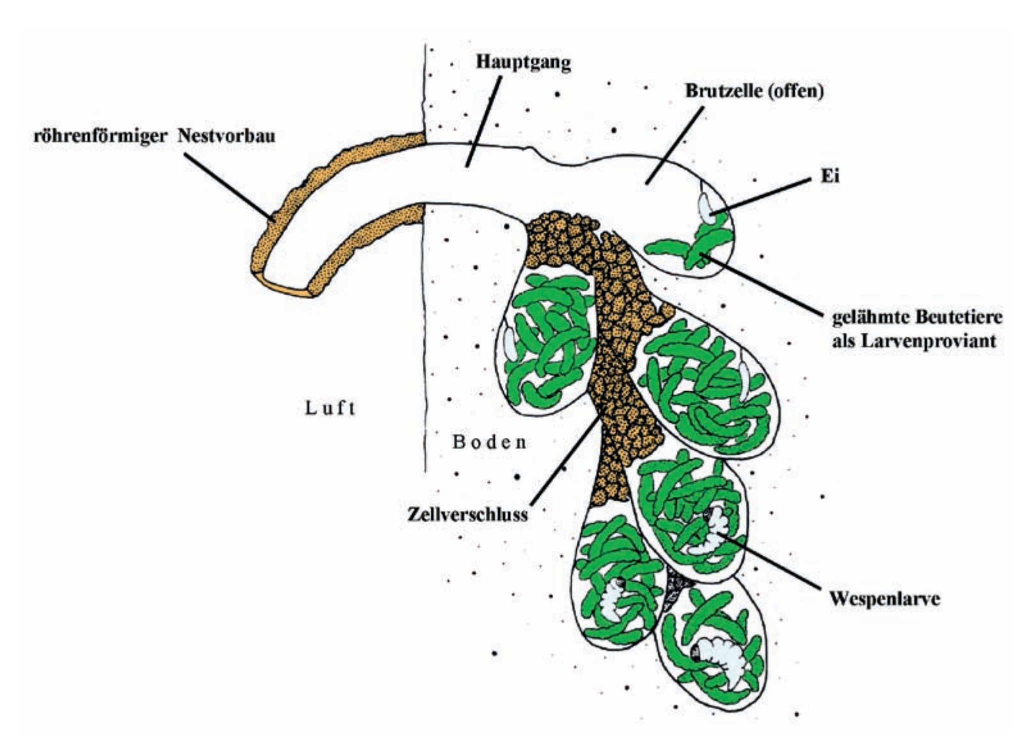



**Abb. 3**: Schematischer Längsschnitt durch ein Nest des in Steilwänden nistenden *Odynerus spinipes* (L.) (nach BRISTOWE 1948 verändert). Plesiomorphe Merkmale aus dem Grundmuster der Vespidae sind die Anlage eines Nestes im Boden, der röhrenförmige Nestvorbau, die einfachen Wände der Brutzellen, die Eiablage vor der Verproviantierungsphase einer Zelle, die Massenverproviantierung der Brutzelle mit mehreren Beutetieren und der Zellverschluss.

ähnelte. Die Imagines waren wahrscheinlich Blütenbesucher, die Nektar aus offen liegenden Nektarien nutzten und zumindest in mäßigem Umfang Pollen fraßen (HUNT et al. 1991, MAUSS 2000). Die Weibchen haben mit Hilfe ihrer Mandibeln im Boden nach Insektenlarven gegraben, an denen sich ihre Nachkommen als Ektoparasitoide entwickelten. Dabei konsumierte jeder Nachkomme jeweils nur eine Wirtslarve, die dementsprechend ungefähr zehnmal schwerer sein musste als ihr Parasitoid (SCHWERDTFEGER 1978: 334).

## Veränderungen der Lebensform in der Stammlinie der Faltenwespen (Vespidae)

In der Stammlinie der Vespidae entstanden drei wichtige apomorphe Verhaltenskomplexe:

(1) Anlage eines unterirdischen, multizellulären Nestes vor der Beutejagd

Bei allen rezenten Faltenwespenarten, mit Ausnahme der stark abgeleiteten sozialparasitischen Taxa, legen die Weibchen, vor der Beutejagd, bzw. vor der Verproviantierungsphase, ein Nest an. Es ist daher anzunehmen, dass das Nestbauverhalten in der Stammlinie der Vespidae entstanden ist. Die Weibchen der Stammart der Vespidae haben ihre Nester wahrscheinlich in den Boden gegraben, so wie dies heute noch bei *Euparagia* (Euparagiinae) und einigen im Boden nistenden basalen Vertretern der Masarini (Masarinae) und Eumenini (Eumeninae) der Fall ist (Abb. 3). Dementsprechend ist der Ausgangspunkt für die Entwicklung des Nestes vermutlich das Grabverhalten der Weibchen der Stammart der [Scoliidae + Vespidae] gewesen, wobei dies sowohl im Kontext mit der Beutejagd als auch in Zusammenhang mit dem Ruheverhalten erfolgt sein könnte.

Die Nester und auch die mit dem Nestbau assoziierten Verhaltensweisen stimmen bei den genannten hypogäisch nistenden basalen Vertretern der Vespidae in vielen Details überein. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass es sich um homologe Bildungen handelt. Aus dem Vergleich der Nester und des Nestbauverhaltens dieser Taxa lässt sich das folgende Grundmuster für die Vespidae rekonstruieren:

Das Nest wird in den Boden gegraben und besteht aus einem Hauptgang, der am Ende in eine Zelle mündet. Weitere Zellen werden nachfolgend am Ende von Seitengängen angelegt. Die Wände des Ganges und insbesondere der Brutzellen sind geglättet und verfestigt. Die Zellverschlüsse werden aus Bodensubstrat hergestellt, das aus dem Nest stammt und mit Flüssigkeit vermischt wird. Nach Fertigstellung aller Brutzellen wird abschließend auch der Nesteingang mit diesem Material verschlossen (Abb. 12). Wie bei den Dolchwespen graben die Weibchen mit den Mandibeln und bei manchen Taxa, zu denen detaillierte Beobachtungen vorliegen, wurden zusätzlich auch kratzende Bewegungen der Vorder- und Mittelbeine beobachtet (MAUSS & MÜLLER 2000, Mauss unpubl.). Im Gegensatz zu den Scoliidae wird das Substrat aber beim Graben zusätzlich durch regurgitierte Flüssigkeit (möglicher Weise gleichzeitig auch durch Labialdrüsensekrete) aufgeweicht. Das aufgeweichte Bodensubstrat wird dann mit den Mandibeln abgeschabt und unter Beteiligung des Labiomaxillarkomplexes zu einem Kügelchen geformt. Sobald das Kü-

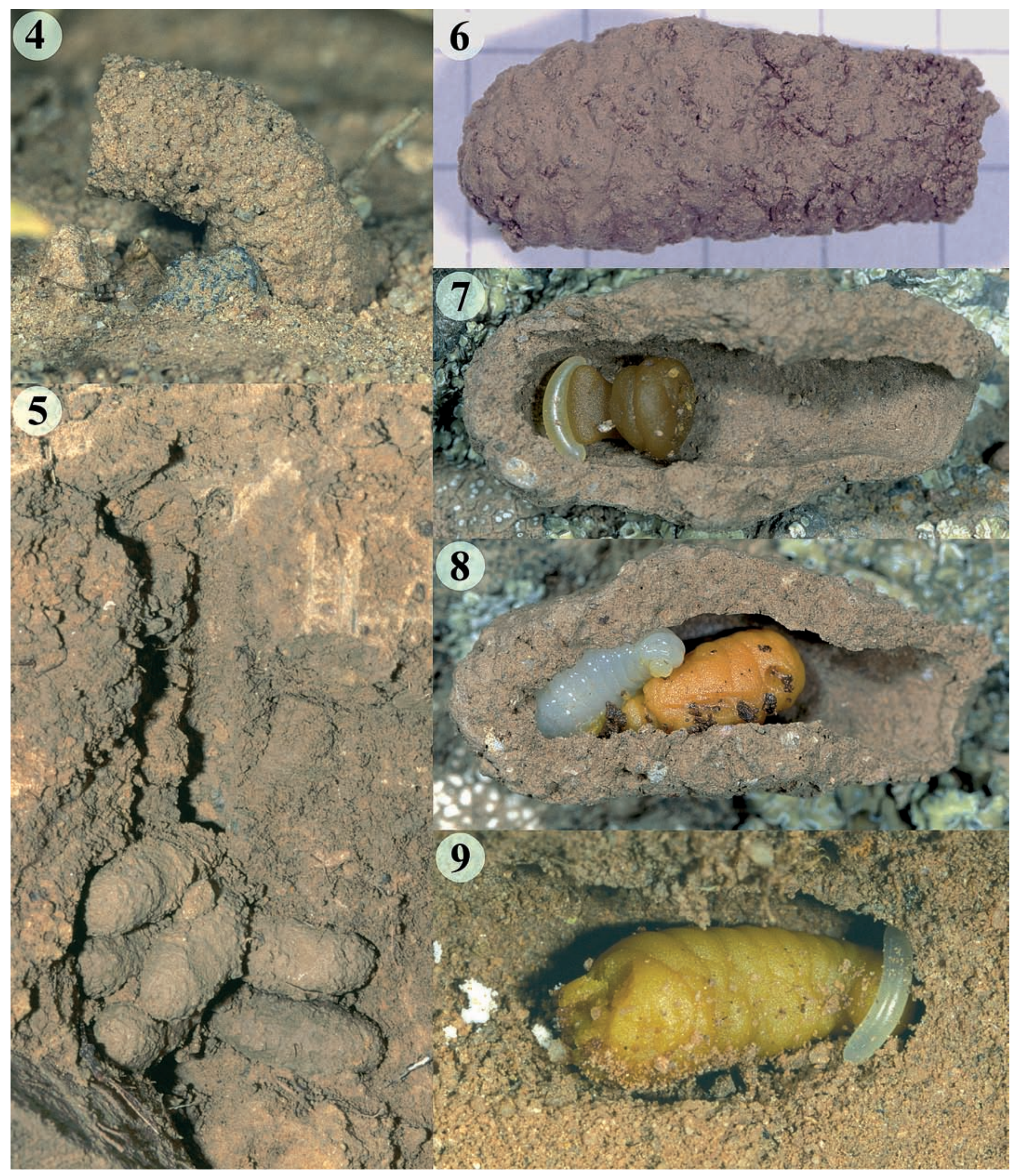



**Abb. 4-9**: Unterirdische Nestanlage bei Pollenwespen der Gattung *Ceramius*. (**4**) Röhrenförmiger Nestvorbau von *C. fonscolombei* LATR. (**5**) Aufgegrabenes Nest von *C. luteoclypeata* DUSMET in Seitenansicht mit Hauptgang und unten daran angrenzenden Lehmzellen. (**6**) Lehmzelle von *C. palaestinensis* (GIORDANI SOIKA) in Seitenansicht, verschlossene Zellöffnung zeigt nach rechts (**7**) Geöffnete Lehmzelle von *C. palaestinensis* in Seitenansicht mit Ei und begonnenem Larvenproviant am distalen Pol (**8**) Geöffnete Lehmzelle von *C. palaestinensis* in Seitenansicht mit mittelgroßer Larve, die an Pollenvorrat frisst (**9**) Aufgegrabene Brutzelle von *C. fonscolombei* in Seitenansicht, Ei am distalen Pol, davor Pollenvorrat. Die Zellwände sind verfestigt, eine Lehmzelle fehlt.

gelchen groß genug ist, wird es rückwärts laufend aus dem Nest gebracht (Abb. 10) und im Flug ein kurzes Stück vom Nest wegtransportiert und abgeworfen, wobei es die ganze Zeit mit den Mundwerkzeugen gehalten wird (Abb. 11). Während der Bauphasen besuchen die Weibchen regelmäßig Wasserstellen, wo sie die benötigte Flüssigkeit mit den Mundwerkzeugen aufnehmen und dann im Kropf zum Nest transportieren (Abb. 14-15). Vor dem Nesteingang errichten die Weibchen einen röhrenförmigen Nestvorbau aus Bodensubstrat, das aus dem Nest stammt (Abb. 4). Beim Bau des Nestvorbaus werden einzelne noch feuchte Substratkügelchen zunächst ringförmig um die Nestöffnung am Boden, später dann rund um das distale Ende der entstehenden Lehmröhre angesetzt. Dabei befinden sich der Kopf und die Vorderbeine auf der Innenseite der röhrenförmigen Vorbaus, während sich die Wespe außen mit Mittel- und Hinterbeinen festhält und ihr Metasoma stark anterioventrad krümmt, so dass sein distales Ende auf der Außenseite der Röhre beim Anbau und Glätten des feuchten Substrates als Widerlager für die Mundwerkzeuge dient (Abb. 13).

(2) Eiablage vor der Verproviantierungsphase

Bei allen basalen Teiltaxa der Vespidae erfolgt die Eiablage in eine leere Brutzelle vor Beginn der Verproviantierungsphase. Dabei wird in jeder Zelle ein einziges Ei mit Hilfe eines dünnen Fadens am analen Pol fest an die Zellwand angeheftet (Abb. 3). Die Eiablage in eine leere Zelle ist daher wahrscheinlich bereits ein Grundmustermerkmal der Vespidae. Der Vorteil dieser Verhaltensweise könnte darin liegen, dass die eigenen Nachkommen einen Entwicklungsvorsprung vor eventuell vorhandenen Brutschmarotzern erhalten, was die Fitnessverluste durch Brutparasiten vermindern würde (Cowan 1991).

(3) Massenverproviantierung (= mass provisioning)

Unter Massenverproviantierung versteht man, dass in die Brutzelle für einen Nachkommen während einer eng begrenzten Verproviantierungsphase vor Beginn der Larvalentwicklung mehrfach Larvenproviant eingetragen wird (Abb. 3). Nach Abschluss der Verproviantierungsphase wird die Brutzelle verschlossen. Erst danach schlüpft die Larve. Ein möglicher Selektionsvorteil der Massenverproviantierung gegenüber der Verproviantierung mit einem einzigen Beutetier besteht darin, dass auch kleinere Beutetiere genutzt werden können, was zu einer deutlichen Verschiebung des Beutespektrums führt. Massenverproviantierung tritt bei allen bisher untersuchten Euparagiinae, Masarinae und den meisten Eumeninae auf. Die Weibchen der Stammart der Vespidae haben sehr wahrscheinlich so wie alle rezenten Euparagiinae und Eumeninae paralysierte Larven holometaboler Insekten als Larvenproviant eingetragen, wobei unsicher ist, ob es sich dabei wie bei den Scoliidae um Käferlarven oder um Schmetterlings- oder Blattwespenlarven gehandelt hat.

Vorraussetzung für die Evolution der Massenverproviantierung in der Stammlinie der Vespidae war zunächst die Anlage eines wenigstens einfachen Nestes, das als zentraler Orientierungspunkt dienen konnte. Weitere Schritte waren dann die oberirdische Jagd und der Transport der paralysierten Beutetiere zum Nest. Das Eintragen von mehreren, kleineren Beutetieren erfordert neben der unmittelbar aufeinander folgenden Wiederholung der Verhaltenssequenz von Beutesuche, Paralysieren und Beutetransport zum Nest zusätzlich auch das Abschätzen der eingetragenen Gesamtbeutemenge in einer Zelle bis zum Abschluss der Verproviantierungsphase (O'Neill 2001: 322).

## Lebensweise rezenter Vertreter der Euparagiinae

Arten der Gattung *Euparagia* leben solitär. Die Imagines besitzen kurze Mundwerkzeuge (Bradley 1922). mit denen sie Nektar aus Blüten mit leicht zugänglichen Nektarien aufnehmen. Bislang wurden sie beim Besuch von *Eriogonum-* (Polygonaceae), *Euphorbia-* und *Croton-* (Euphorbiaceae), *Larrea-* (Zygophyllaceae), *Oenothera-* (Onagraceae), *Coldenia-* (Boraginaceae) sowie *Calochortis*-Blüten (Liliaceae) beobachtet (Bohart 1948, 1989, Clement & Grissell 1968). Größere Mengen von Pollen, die im Darmtrakt von *Euparagia*-Weibchen festgestellt wurden, lassen auf einen zumindest mäßigen Pollenkonsum der Imagines schließen (Mauss 2000).

Das Nestbauverhalten wurde bisher nur bei *Euparagia scutellaris* Cresson untersucht (Williams 1927, Clement & Grissell 1968, Torchio 1970, Trostle & Torchio 1986, Moore 1975). Die Nester werden unterirdisch in hartem, lehmigem Boden angelegt (Williams 1927). Beim Graben erweichen die Weibchen das Substrat, indem sie im Bereich der Mundöffnung eine Flüssigkeit abgeben. Dabei handelt es sich vermutlich um regurgitiertes Wasser, denn zumindest Weibchen von *E. richardsi* Bohart besuchen regelmäßig Wasserstellen, wo sie auf der Wasseroberfläche landen und Wasser aufnehmen (Longair 1985). Die aufgeweichte Erde entfernen die Weibchen von *E. scutellaris* mit Hilfe ihrer Mandibeln (Clement & Grisell 1968). Am Nesteingang errichtet das Weibchen eine schornsteinartige, rechtwinklig gebogene Eingangsröhre aus Lehm (Clement & Grissell 1968, Trostle & Torchio 1986). Das Material für diesen Nestvorbau stammt aus dem Nest. Es wird vom Weibchen portionsweise, in Form von feuchten Kügelchen, mit den Mandibeln aus dem Nest transportiert (Trostle & Torchio 1986)

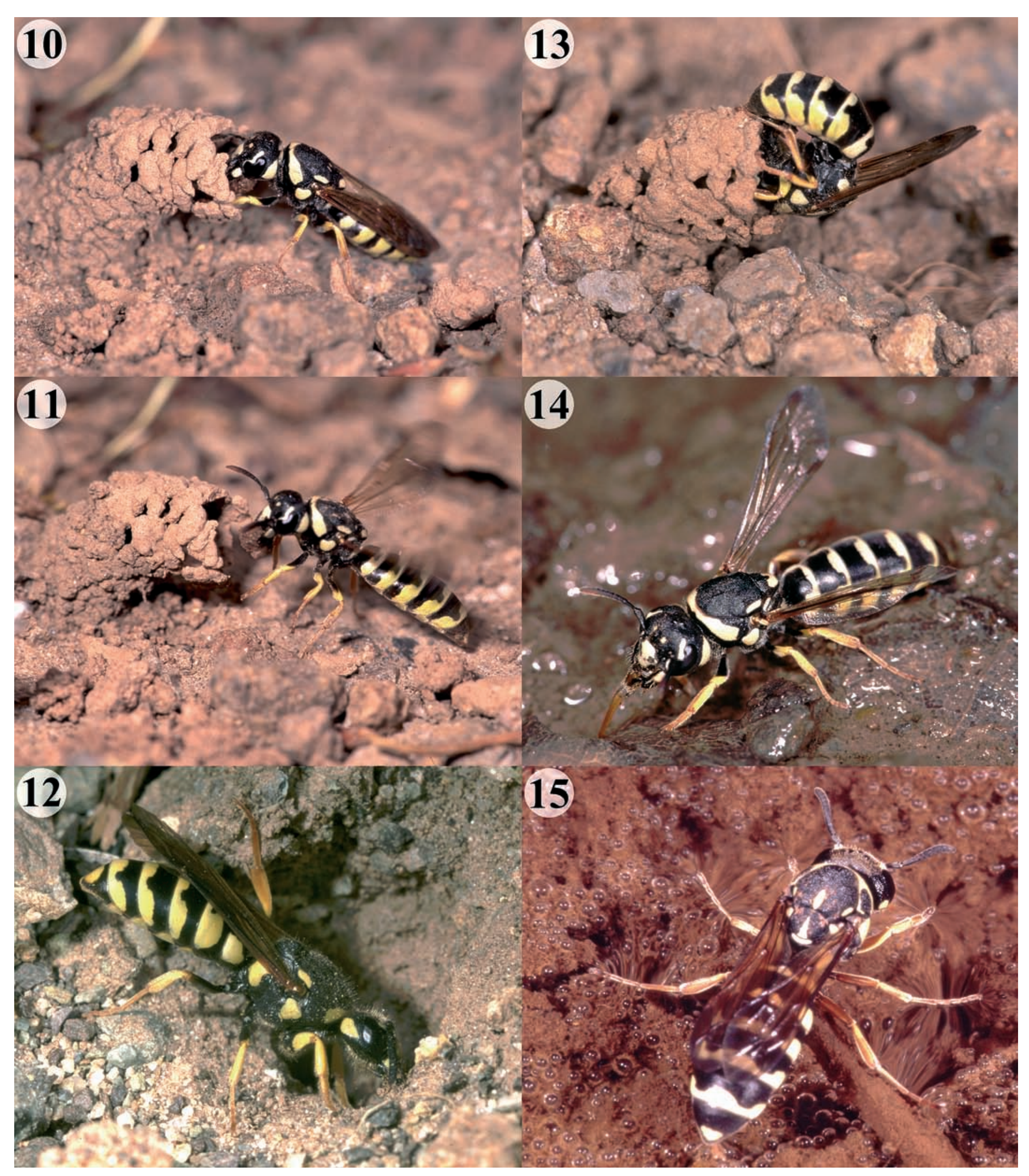



**Abb. 10-15**: Nestbau und Wasseraufnahme bei Pollenwespen der Gattung *Ceramius*. (**10**) Weibchen von *C. palaestinensis* transportiert Lehmkügelchen mit den Mundwerkzeugen beim Graben rückwärts aus dem Nesteingang (rechts im Vordergrund abgeworfene Kügelchen). (**11**) Abflug mit dem ausgegrabenen Bodensubstrat. Ein Erdbrocken wird zwischen den Mandibeln gehalten. (**12**) Weibchen von *C. luteoclypeata* beim Verschließen des Nesteinganges nach Abschluss und Verproviantierung aller Brutzellen. (**13**) Weibchen von *C. palaestinensis* beim Anbau von angefeuchtetem Substrat aus dem Nest an den Nestvorbau. (**14**) Weibchen von *C. palaestinensis* bei der Wasseraufnahme von nassem Boden (**15**) Weibchen von *C. bureschi* bei der Wasseraufnahme von der Wasseroberfläche.

und dann mit Hilfe der Mandibeln, der Beine und der Metasoma-Spitze am Rand der Öffnung angebaut (CLEMENT & GRISELL 1968). Nach Fertigstellung des Nestvorbaus werden die nachfolgenden, beim Graben anfallenden Substratkügelchen jeweils während eines kurzen kreisförmigen Fluges etwa 0,5-1,5 m vom Nest entfernt abgeworfen (CLEMENT & GRISELL 1968).

Das Nest besteht aus einem weitgehend senkrechten Hauptgang und mehreren Brutzellen. Die erste Brutzelle befindet sich terminal am Hauptgang, weitere Brutzellen werden am Ende von Seitengängen angelegt (CLEMENT & GRISSELL 1968). Zusätzlich können einzelne Zellen auch in Linie unmittelbar vor einer zuvor verschlossenen Brutzelle in einem Seitengang angelegt werden (TROSTLE & TORCHIO 1986). Die Seitenwände der Brutzellen sind verfestigt, aber nicht mit Lehm ausgekleidet. Die Zellverschlüsse bzw. die Trennwände zwischen zwei in Linie errichteten Brutzellen, werden aus angefeuchtetem Bodensubstrat gebaut, das aus dem Nest stammt.

Nach der Fertigstellung einer Brutzelle erfolgt die Eiablage. Dabei heftet das Weibchen ein Ei am distalen Ende der Zelle mit Hilfe eines dünnen Fadens am posterioren Pol fest an die Zellwand (TROSTLE & TORCHIO 1986). Anschließend beginnt die Verproviantierungsphase (MOORE 1975, TROSTLE & TORCHIO 1986). Das Weibchen jagt Rüsselkäferlarven der Gattungen *Anthonomus* (CLEMENT & GRISSELL 1968), *Ceuthorrhynchus* (WILLIAMS 1927) oder cf. *Smicronyx* (TROSTLE & TORCHIO 1986), die es mit Hilfe des Giftstachels paralysiert. In eine Brutzelle werden 11 bis 36 Käferlarven eingetragen (TROSTLE & TORCHIO 1986, MOORE 1975). Danach wird die Brutzelle verschlossen. Nachdem die *Euparagia*-Larve geschlüpft ist, frisst sie den gesamten Proviant auf, wobei sie fünf Larvenstadien durchläuft. Im letzten Stadium spinnt sich die Larve dann einen Kokon, in dem sie als Praepuppe überwintert (TROSTLE & TORCHIO 1986). Bei ansteigenden Temperaturen verpuppt sich die Larve (TROSTLE & TORCHIO 1986) und schließlich schlüpft die Imago. Populationen von *Euparagia*-Arten sind vermutlich univoltin (Funddaten in BOHART 1948, 1989).

## Die Lebensform in der Stammlinie der [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]

Die Lebensweise der Stammart der [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] wurde vermutlich weitgehend unverändert aus dem Grundmuster der Vespidae übernommen. Darauf weist das weit gestreute Auftreten von Merkmalen der Lebensform aus dem Grundmuster der Vespidae innerhalb verschiedener Teiltaxa der Masarinae bzw. der Eumeninae hin, bei gleichzeitigem Fehlen von synapomorphen bionomischen Merkmalen der [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae].

## Die Lebensweise von rezenten Vertretern der Pollenwespen (Masarinae)

In der Stammlinie der Masarinae entstand eine grundlegende Veränderung der Lebensform. Die Weibchen verproviantieren die Brutzellen nicht mehr mit paralysierten Beutetieren, sondern mit Nektar und Pollen, der die einzige Proteinquelle der Larven darstellt (Abb. 7-9). Die Lebensform der Pollenwespen entspricht damit der von Bienen.

Fast alle bisher untersuchten Vertreter der Pollenwespen leben solitär (GESS 1996). Lediglich bei *Trimeria howardi* BERTONI beobachteten ZUCCHI et al. (1976) auch kommunale Nester, was aber in einer Studie von MECHI (1999) nicht bestätigt werden konnte. Für die Stammart der Masarinae ist daher eine solitäre Lebensweise zu postulieren, die unverändert aus dem Grundmuster der [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] übernommen wurde. Zum Grundmuster der Masarinae gehören Mundwerkzeuge mit kurzer Glossa, die mit dem plesiomorphen Zustand aus dem Grundmuster der Vespidae weitgehend übereinstimmen (KRENN et al. 2002). Solche ursprünglichen Mundwerkzeuge finden sich heute noch bei den Gayellini (CARPENTER 1988a) und bei *Priscomasaris* (GESS 1998, KRENN et al. 2002), dem basalsten Teiltaxon der Masarini. Zur Nektaraufnahme besuchen diese Taxa daher Blüten mit leicht zugänglichen Nektarien (GESS 1996, GESS 2001). Vermutlich in Anpassung an die Aufnahme von Nektar aus abgeleiteten Blütentypen mit engen Kronröhren, wie z. B. Blüten von Fabaceae (Abb. 17), Lamiaceae und Pontederiaceae, evolvierte innerhalb der Masarinae zweimal unabhängig voneinander ein verlängerter Saugrüssel, nämlich in der Stammlinie von *Metaparagia* (Paragiina) und in der Stammlinie der Masarina (CARPENTER 1996, KRENN et al. 2002). Die konvergente Entstehung dieser verlängerten Mundwerkzeuge lässt sich dabei nicht nur aus den Verwandtschaftsbeziehungen rekonstruieren, sondern zeigt sich noch heute darin, dass bei den Taxa verschiedene Abschnitte des Labiums abgewandelt sind. Während bei *Metaparagia* die geteilte Spitzenregion der Glossa und die proximal von den Paraglossae gelegenen Teilen des Labiums verlängert sind (CARPENTER 1996), erfolgte bei den Masarina die Verlängerung der Glossa unter Bildung eines geschlossenen Saugrohres im Abschnitt zwischen den Paraglossae und der kurzen geteilten Spitzenregion (KRENN et al 2002).

Pollenkonsum durch die Imagines ist ein plesiomorphes Grundmustermerkmal der Masarinae, das bereits




**Abb. 16-19**: Blütenbesuchsverhalten von Pollenwespen. (**16**) Weibchen von *C. luteoclypeata* frisst Pollen direkt aus den Antheren einer Sonnenröschenblüte (*Helianthemum* spec.). (**17**) Männchen von *C. palaestinensis* bei der Nektaraufnahme aus der engen Kronröhre einer Kleeblüte (*Trifolium* spec.). (**18**) Weibchen von *C. abbreviatus* bei der Nektaraufnahme an *Satureja thymbra* L. (Lippenblütler). Gleichzeitig wird Pollen mit der Stirnbehaarung aus den nototriben Antheren der Blüte gesammelt. (**19**) Von Zeit zu Zeit wird der Pollen mit den Vordertarsen aus der Stirnbehaarung gebürstet, zur Mundöffnung gebracht und gefressen.

aus dem Grundmuster der [Scoliidae + Vespidae] stammt. Mitteldarm, Ileum und Rektum von adulten Pollenwespen enthalten dementsprechend oft große Mengen von Pollen (Mauss unpubl.), der ihnen vermutlich als Proteinquelle dient. Daneben speichern die Weibchen Pollen im Kropf zur Verproviantierung der Brutzellen. Ursprünglich fressen die Imagines den Pollen direkt aus den Antheren (Abb. 16) (GESS & GESS 1989). Bei den Masarini bilden die Setae auf den distalen Enden der Vordertibien und den verkürzten und verbreiterten Vordertarsen eine Pollenbürste (RICHARDS 1962: 35), mit deren Hilfe Pollen zusätzlich aus den Antheren zur Mundöffnung gebürstet werden kann (GESS & GESS 1989, NEFF & SIMPSON 1985). In Zusammenhang mit dem Besuch nototriber Blüten ist innerhalb der Masarini mehrfach eine indirekte Aufnahme von Pollen mit Hilfe des Exoskeletts entstanden. Dabei gelangt der Pollen zunächst auf dorsale Bereiche des Exoskeletts, von wo er dann in einem zweiten Schritt mit Hilfe der Pollenbürsten an den Vorderbeinen zur Mundöffnung gebracht wird. Eine solche, noch wenig spezialisierte Verhaltenssequenz findet sich bei *Ceramius tuberculifer* SAUSSURE (MAUSS 1996) und *C. bureschi* ATANASSOV (MAUSS et al. 2006). Weiter vorangeschritten ist die Spezialisierung bei *Celonites abbreviatus* (VILLERS), bei dem die indirekte Pollenaufnahme aus den nototriben Blüten verschiedener Lippenblütler (Lamiaceae) durch morphologisch spezialisierte Sammelhaare

auf der Stirn erfolgt (Abb. 18). Mit dieser Sammelbehaarung wird Pollen mit Hilfe reibender Bewegungen des Kopfes aktiv aus den Antheren herausgebürstet (SCHREMMER 1959, BELLMANN 1984, MÜLLER 1996, MAUSS 2006). Anschließend werden die Pollenkörner mit den Vordertarsen von der Stirn zur Mundöffnung gebracht und verschluckt (Abb. 19).

Die hypogäischen Nester der basalen Taxa der Masarini, d.h. von *Priscomasaris* (GESS 2001), *Paragia* (HOUSTON 1984, NAUMANN & CARDALE 1987), *Ceramius* (GESS 1996, MAUSS 1996, MAUSS & MÜLLER 2000, MAUSS et al. 2003, 2005, 2006), (ggf. *Ceramiopsis* (BERTONI 1921), unzureichend beschrieben)), *Trimeria* (ZUCCHI et al. 1976), *Jugurtia* (GESS & GESS 1980, GESS 1996: 94-98) und *Masarina* (GESS & GESS 1988a, GESS et al. 1997) entsprechen in ihrem Bau der Nestarchitektur im Grundmuster der Vespidae (s. oben; Abb. 4-5). Ebenso wie bei *Euparagia*, graben die Weibchen das Nest mit den Mandibeln unter Beteiligung des Labiomaxillarkomplexes in Hartböden (Abb. 10-11), wobei zumindest bei mehreren Arten der Gattung *Ceramius* zusätzlich auch kratzende Bewegungen mit den Vorder- und Mittelbeinen ausgeführt werden (MAUSS & MÜLLER 2000, Mauss unpubl.). Das Substrat wird bei allen Arten mit regurgitierter Flüssigkeit aufgeweicht. Im Grundmuster besuchen die Weibchen dieser Taxa daher regelmäßig Wasserstellen. Dabei landen die Weibchen von *Priscomasaris* (GESS 2001), *Paragia* (NAUMANN & CARDALE 1987) und einer Reihe von *Ceramius*-Arten (GESS 1996, GESS 1999) ebenso wie die Weibchen von *Euparagia* zur Wasseraufnahme auf der Wasseroberfläche (Abb. 15). Es ist daher wahrscheinlich, dass die Weibchen der Stammart der Masarini, und darüber hinaus auch der Stammart der Vespidae, Wasser von der Wasseroberfläche aufgenommen haben. Die Aufnahme von Wasser vom Rand des Gewässers oder auf feuchtem Boden (Abb. 14) ist demgegenüber vermutlich abgeleitet und wurde interessanter Weise bisher nur bei Arten beschrieben, deren Glossa ein geschlossenes medianes Nahrungsrohr bildet (KRENN et al. 2002).

Eine Besonderheit innerhalb der Masarini ist die Anlage von Lehmzellen („constructed mud cells“ sensu GESS & GESS 1986; Abb. 5-6). Diese Lehmzellen werden im Boden in einen zuvor ausgegrabenen Hohlraum hineingebaut, dessen Volumen dem späteren Außendurchmesser der Lehmzelle entspricht. Die Lehmzellen werden aus angefeuchtetem, lehmigem Bodensubstrat gefertigt, das aus dem Nest stammt. Die zur Anlage von Lehmzellen erforderliche Verhaltenssequenz ist daher komplex und es ist anzunehmen, dass die Anlage solcher Lehmzellen ein homologes Merkmal darstellt. Rezent finden sich Lehmzellen in den Nestern von *Priscomasaris*, *Paragia*, *Ceramius* (mit Ausnahme der Artgruppen 1, 4 und 8), sowie *Jugurtia* (GESS 1996, 2001, GESS & GESS 1980, 1986, 1988b, 1990, 1992, GESS et al. 1995, HOUSTON 1984, 1986, MAUSS 1996, MAUSS & MÜLLER 2000, NAUMANN & CARDALE 1987). Vermutlich ist die Anlage von Lehmzellen daher in der Stammlinie der Masarini oder sogar schon der Masarinae entstanden (dies ist nicht zu entscheiden, da *Gayella* oberirdisch nistet (s. unten) und Lehmzellen in den Außengruppen fehlen). Die Anlage von Lehmzellen wäre dann mehrfach konvergent wieder zugunsten von einfach ausgeschachteten Brutzellen mit imprägnierten Wänden (Abb. 9) reduziert worden (GESS 1996, 1999, GESS & GESS 1988b, GESS et al. 1997, HOUSTON 1995, MAUSS et al. 2003, 2005, 2006, ZUCCHI et al. 1976).

Die Anlage von hypogäischen Nestern in Böden mit sandigem Lockersubstrat erfordert spezielle Anpassungen, da sich die Bodenpartikel aufgrund ihrer Korngröße und geringen Haftung nicht unmittelbar für die plesiomorphe, aus dem Grundmuster der Vespidae übernommene Grabtechnik eignen. In Zusammenhang mit der Besiedlung von Sandhabitaten ist es innerhalb von *Metaparagia* zweimal zur Ausbildung einer Psammophore zwischen Kopf, Propleuren und Vorderbeinen gekommen (CARPENTER 1996). Sie wird an den Rändern durch lange Setae („Ammochaetae“) begrenzt (SNELLING 1986, HOUSTON 1995). Beim Graben werden Sandkörner in dieser Psammophore rückwärts laufend aus dem Nest transportiert und dann im Flug, etwas vom Neststandort entfernt abgeworfen (HOUSTON 1995). Eine andere Lösung findet sich bei *Quartinia vagepunctata* SCHULTHESS. Die Weibchen dieser Art stabilisieren den Nestvorbau, die Wände und die Zellen ihres Nestes indem sie die Sandkörner mit einer Seide verkleben, die sie im Bereich der Mundöffnung abgeben (GESS & GESS 1992).

Innerhalb der Masarinae wurde die unterirdische Nistweise vermutlich dreimal zugunsten der Anlage oberirdischer Nester aufgegeben, nämlich in der Stammlinie der Gayellini (CLAUDE-JOSEPH 1930) von *Pseudomasaris* (BEQUAERT 1940, HUNGERFORD 1937, PARKER 1967, RICHARDS 1963, TORCHIO 1970) (oder von [*Pseudomasaris* + *Masaris*], was derzeit nicht zu entscheiden ist, da zur Nistweise von *Masaris* nur ungenaue und widersprüchliche Beobachtungen vorliegen (MORICE 1900, FERTON 1920)) und von *Celonites* (LICHTENSTEIN 1869, FERTON 1910, BELLMANN 1984, 1995, GESS & GESS 1992, GESS 1996, GESS et al. 1997). Solche oberirdischen Nester bestehen aus Lehmzellen, die an geschützten Orten wie Steinen oder Zweigen unmittelbar auf dem Untergrund errichtet werden. Das Baumaterial wird mit den Mundwerkzeugen an einer Lehmsammelstelle am Boden aufgenommen (GESS 1996, TORCHIO 1970), und als kleine Kugel fliegend zum

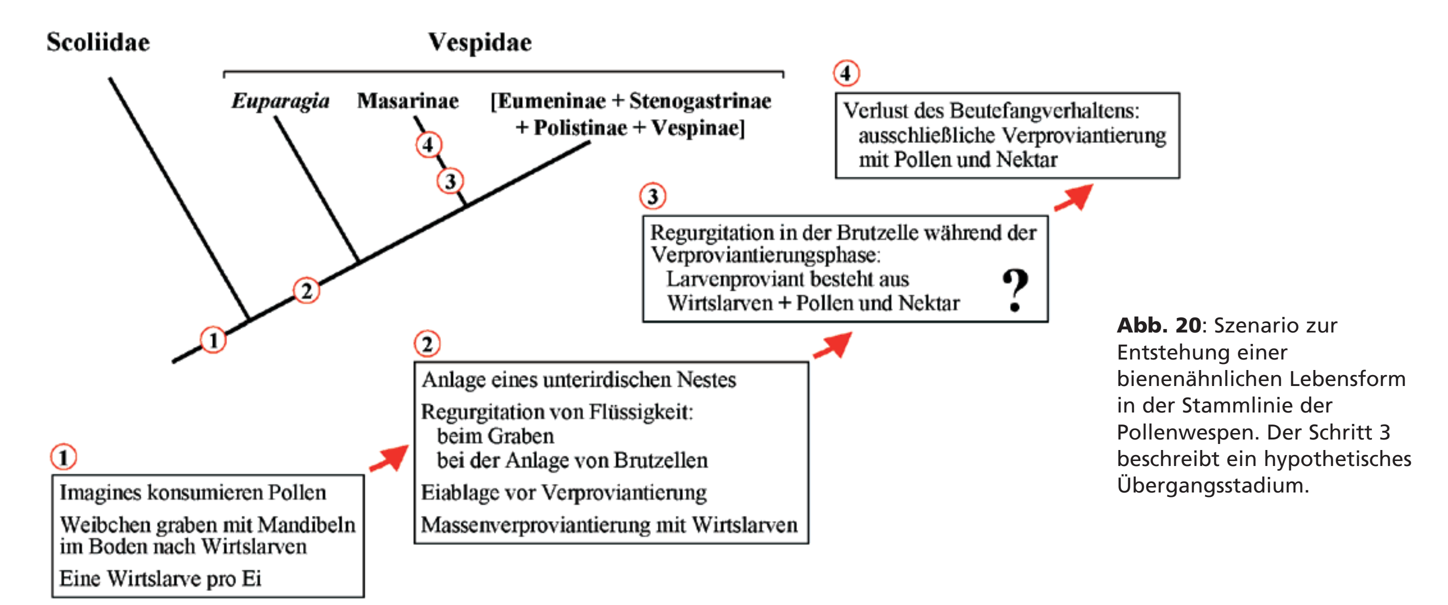



**Abb. 20**: Szenario zur Entstehung einer bienenähnlichen Lebensform in der Stammlinie der Pollenwespen. Der Schritt 3 beschreibt ein hypothetisches Übergangsstadium.

Neststandort transportiert. Dabei weist das Verhalten der Weibchen bei Gewinnung und Transport der Lehmkügelchen (TORCHIO 1970) detaillierte Übereinstimmungen mit den entsprechenden Verhaltensweisen beim Graben hypogäisch nistender Pollenwespen-Taxa auf (MAUSS & MÜLLER 2000). Das Verhalten beim Anbauen eines solchen Lehmkügelchens am distalen Ende einer in Bau befindlichen Brutzelle ist dem Ansetzen von Lehmkügelchen an den röhrenförmigen Nestvorbau bei hypogäisch nistenden Pollenwespen-Arten (Abb. 13) ebenfalls auffällig ähnlich (BELLMANN 1984, 1995, TORCHIO 1970). Die Fähigkeit einen oberirdischen, röhrenförmigen Hohlraum aus Lehm zu errichten, kann daher auf eine phylogenetisch ältere Verhaltenssequenz zurückgeführt werden, die bereits aus dem Grundmuster der Masarinae und darüber hinaus der Vespidae stammt. Bei der Anlage oberirdischer Brutzellen ist demnach lediglich die Abfolge einzelner Verhaltensweisen in der Sequenz und ihr jeweiliger Kontext abgeleitet: Apomorph wäre demnach die Existenz einer räumlich vom Neststandort getrennten Lehmsammelstelle, der Ortswechsel zwischen Gewinnung und Anbau eines Lehmkügelchens und schließlich die Eiablage in den röhrenförmigen oberirdischen Hohlraum unmittelbar nach seiner Fertigstellung, der damit zur Brutzelle wird. Abgeleitet ist ferner das bei allen oberirdisch nistenden Taxa festgestellte Abdecken der Zellen mit einer gemeinsamen Erdschicht nach Abschluss der Zellanlage (CLAUDE-JOSEPH 1930, TORCHIO 1970, GESS & GESS 1992, GESS 1996, BELLMANN 1984). Aufgrund seiner Position am Ende der Verhaltenssequenz beim Nestbau wäre es denkbar, dass sich dieses Verhalten vom Bau des Nestverschlusses bei hypogäisch nistenden Taxa (Abb. 12) ableitet.

Interessanter Weise ist es innerhalb von *Celonites* sekundär wieder zur Verlagerung von Nestern in den Boden gekommen: C. *wahlenbergiae* GESS errichtet seine Brutzellen in bereits vorhandenen unterirdischen Hohlräumen (GESS & GESS 1992, GESS 1996). Noch stärker abgeleitet ist das Verhalten von C. *latitarsis* GESS, der mit Hilfe von Grabdornen an den Vorderbeinen einen Nestgang in Lockersubstrat gräbt, an dessen Ende dann nachfolgend eine Brutzelle angelegt wird. Die sekundäre Natur dieser Neststandorte ist in beiden Fällen daran zu erkennen, dass das Baumaterial für die Brutzelle jeweils von einer außerhalb des Nestes gelegenen Lehmsammelstelle herantransportiert wird (GESS & GESS 1992).

Die Eiablage erfolgt bei allen Masarinae vor der Verproviantierungsphase einer Brutzelle (Abb. 7) (BELLMANN 1984, CLAUDE-JOSEPH 1930, GESS 1996, GESS 1999, 2001, MAUSS et al. 2003, 2006). Dieses plesiomorphe Merkmal stammt bereits aus dem Grundmuster der Vespidae und wurde unverändert in das Grundmuster der Masarinae übernommen. Wie im Grundmuster der Vespidae hängt das Ei bei *Gayella* an einem Filament von der Zelldecke herab (CLAUDE-JOSEPH 1930). Bei den Masarini ist dieses Filament reduziert und das Ei wird direkt am distalen Pol der Brutzelle abgelegt (BELLMANN 1984, GESS & GESS 1980, GESS 1996, 1999, 2001, HOUSTON 1984, 1986, 1995 MAUSS & MÜLLER 2000, MAUSS et al. 2003, 2005, 2006, TORCHIO 1970). Dabei kann es mit einem Pol an der Wand angeheftet sein oder es befindet sich in unmittelbarem Kontakt mit dem Pollenproviant frei in der Zelle (Abb. 7).

Der Transport von Pollen und Nektar zum Nest während der Verproviantierungsphase erfolgt bei allen Pollenwespenarten im Kropf. Kropfsammeln ist daher ein Grundmustermerkmal der Masarinae. Der Spezialisierungsgrad der Taxa hinsichtlich der von ihnen genutzten Pollenquellen variiert innerhalb der Masarinae.

Die meisten Arten sind oligolektisch (sammeln Pollen ausschließlich von Sippen einer Pflanzenfamilie) oder eng polylektisch (sammeln Pollen von Sippen einer eng begrenzten Auswahl von Pflanzenfamilien) (COOPER 1952, GESS 1996: 17). Vereinzelt wurden aber auch weit polylektische Arten (sammeln Pollen von Sippen aus vielen Pflanzenfamilien) nachgewiesen (TEPEDINO 1979, MAUSS 1996, MAUSS & MÜLLER 2000). Das Grundmuster lässt sich für die Masarinae derzeit nicht rekonstruieren, da nur wenige Informationen zum Blütenbesuch von Arten der Gayellini vorliegen.

Nach dem Schlupf verzehrt die Larve den Pollenvorrat (Abb. 8), wobei sie sich mehrfach häutet. Die genaue Zahl der Larvenstadien ist nicht bekannt. Das letzte Larvenstadium (vermutlich L5) spinnt sich einen Kokon und überwintert als Praepuppe (CLAUDE-JOSEPH 1930, GESS 1996: 58, MAUSS 1996, TORCHIO 1970, ZUCCHI et al. 1976). Die Verpuppung erfolgt etwa zwei Wochen vor dem Schlupf der Imago (TORCHIO 1970). Die meisten Arten sind wahrscheinlich univoltin (GESS 1996), aber *Priscomasaris* und *Trimeria howardi* sind bivoltin (GESS 2001, ZUCCHI et al. 1976). Insgesamt entspricht der Entwicklungszyklus der Masarinae somit dem von *Euparagia*. Er ist daher wahrscheinlich plesiomorph und stammt bereits aus dem Grundmuster der Vespidae.

### Szenario zur Evolution der bienenartigen Lebensform der Pollenwespen

Ein Schlüsselereignis in der Evolution der Pollenwespen ist der Übergang von der Verproviantierung der Brutzellen mit Beutetieren zur Verproviantierung mit Pollen und Nektar. Ausgangspunkt dieser Entwicklung in der Stammlinie der Masarinae war vermutlich die Pollenkonsumtion durch die Imagines (Abb. 20) die dazu führte, dass die Weibchen während der Verproviantierung der Zelle, die zu diesem Zeitpunkt der Entwicklung noch ausschließlich mit Wirtslarven erfolgte, in ihrem Kropf bereits Pollen zur eigenen Proteinversorgung speicherten. Es kann postuliert werden, dass die Tiere zu Beginn des Überganges damit begonnen haben, Teile ihres Kropfinhaltes im Bereich der Brutzelle während der Verproviantierungsphase zu regurgitieren. Das Regurgitieren von Kropfinhalt im Bereich der Zellen ist eigentlich ein plesiomorphes Merkmal, dass bereits aus dem Grundmuster der Vespidae stammt. Hier tritt es aber zu einem früheren Zeitpunkt in der Verhaltenssequenz auf, nämlich beim Graben und bei der Stabilisierung der Zellwände während der Bauphase einer Zelle. Dementsprechend war der entscheidende Neuerwerb in der Stammlinie der Masarinae vermutlich die Verlängerung des Zeitraums, während dessen Kropfinhalt in der Brutzelle regurgitiert wurde, von der Bauphase in die Verproviantierungsphase einer Zelle hinein. Das Aufsuchen von Blüten und die Aufnahme von Pollen waren demgegenüber bereits als Präadaptionen vorhanden. Während eines hypothetischen Übergangsstadiums bestand der Larvenproviant dann sowohl aus Wirtslarven als auch aus Pollen und Nektar. Durch Selektion wurden Individuen mit höherem Pollenanteil in der Larvennahrung gefördert, so dass das Beutefangverhalten in den Populationen schließlich völlig verloren ging und alle Nachkommen ausschließlich mit Pollen und Nektar versorgt wurden.

### Die Lebensform in der Stammlinie der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]

Ein wichtiger Neuerwerb in der Stammlinie der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] ist die Ernährung der adulten Weibchen von Beutetieren. Diese werden intensiv mit den Mandibeln durchgekaut (= malaxiert) (Abb. 24) und dabei teilweise oder vollständig von der Wespe konsumiert (CHILCUTT & COWAN 1992, TURILLAZZI 1991, EDWARDS 1980: 144, HUNT 1994, SPRADBERY 1973: 44, 147). Die beim Malaxieren aufgenommenen Nahrungsstoffe werden zumindest teilweise assimiliert (HUNT 1984) und stellen eine wichtige Proteinquelle für die Weibchen dar. Daneben wird in geringem Maße auch noch Pollen aufgenommen (HUNT et al. 1991). Die wichtigste Kohlenhydratquelle der Imagines ist wie im Grundmuster der Vespidae Nektar aus Blüten mit offen liegenden Nektarien (SPRADBERY 1973: 44, HUNT 1994) (Abb. 26).

Die übrigen Merkmale der Lebensform der Stammart der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] wurden vermutlich weitgehend unverändert aus dem Grundmuster der Vespidae übernommen.

### Lebensweise rezenter Vertreter der Eumeninae (Lehmwespen)

Die Imagines der meisten Arten der Eumeninae leben solitär. Für die Stammart der Eumeninae ist daher ebenfalls eine solitäre Lebensweise anzunehmen, die aus dem Grundmuster der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] übernommen wurde. Innerhalb der Eumeninae ist es mehrfach konvergent zur Ausbildung einer parasozialen Lebensweise gekommen (COWAN 1991). Bei parasozialen Taxa nutzen mehrere Weibchen einer Population, die derselben Generation angehören, ein gemeinsames Nest.

Die Mundwerkzeuge sind im Grundmuster der Eumeninae kurz, entsprechen also dem Grundmuster der Vespinae. Die wichtigste Kohlenhydratquelle der Imagines ist Nektar, den sie meist an leicht zugänglichen, offenen Blüten oder an extrafloralen Nektarien aufnehmen (EVANS 1966, KUGLER 1970: 148). Häufig besucht




**Abb. 21-24**: (**21**) Weibchen der Eumeninae *Euodynerus annulatus* (SAY) bei der Wasseraufnahme von der Oberfläche eines Tümpels. (**22**) Weibchen von *Euodynerus notatus* (JURINE) (Eumeninae) beim Verschließen ihres Nestes mit feuchtem Lehm in einem Bohrloch in einem Holzklotz. (**23**) Nestgründungsgemeinschaft fertiler Weibchen von *Polistes* cf. *smithii* SAUSSURE (Polistinae). Das Papiernest besteht aus einer Wabe mit einem zentralen Aufhängestiel. Dies ist ein Grundmustermerkmal der [Polistinae + Vespinae]. (**24**) Arbeiterin von *Polistes biglumis* (L.) beim Malaxieren von Beute vor dem Verfüttern an die Larven.

werden z. B. verschiedene Sippen der Umbelliferae, Euphorbiaceae, Rosaceae und Asteraceae (EVANS 1966, SPRADBERY 1973: 43). Daneben wird auch Honigtau konsumiert (SPRADBERY 1973: 43). Ein verlängerter Saugrüssel, der die Aufnahme von Nektar aus Blüten mit stärkerer Nektarbergung erlaubt, ist konvergent u.a. bei den Rhaphiglossini (RICHARDS 1962: 7), bei *Eumenes* (OSTEN 1982) und bei *Pterocheilus* (HAESELER 1975) entstanden. An der Bildung dieses Saugrüssels sind bei allen Taxa neben dem Labium auch die Maxillen beteiligt. Ausgehend vom Grundmuster der Vespidae ist die Entwicklung verlängerter Mundwerkzeuge innerhalb der Eumeninae damit jeweils deutlich anders verlaufen als innerhalb der Masarini, bei denen der Saugrüssel ausschließlich aus Teilen des Labiums aufgebaut ist. Die wichtigste Proteinquelle für die Weibchen sind Beutetiere, die sie mit den Mandibeln kräftig durchkauen, wobei sie Körpersäfte aber auch Gewebeteile der Beute aufnehmen (CHILCUTT & COWAN 1992, SPRADBERY 1973: 44). Manchmal werden die Beutetiere auch vollständig konsumiert. Die Menge aufgenommener Beute ist positiv mit dem Reproduktionserfolg der Weibchen korreliert (CHILCUTT & COWAN 1992). Die Ernährung der adulten Weibchen von Beutetieren ist ein Grundmustermerkmal der Eumeninae, dass unmittelbar von der Stammart der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polis-

tinae + Vespinae] übernommen wurde. Pollen ist zwar gelegentlich in geringem bis mäßigem Umfang im Darmtrakt der Imagines von manchen Arten vorhanden (HUNT et al. 1991), seine relative Bedeutung als Proteinquelle für die Weibchen ist aber vermutlich deutlich geringer als im Grundmuster der Vespidae.

Das Nestbauverhalten weist innerhalb der Eumeninae eine große interspezifische Variabilität auf (CARPENTER & CUMMING 1985). Grundsätzlich kann man nach der Art der Nestanlage drei Haupttypen unterscheiden (IWATA 1976):

(1) Anlage von unterirdischen, selbst gegrabenen Nestern (Abb. 3);

(2) Anlage von Nestern in bereits vorhandenen unter- oder oberirdischen Hohlräumen (Abb. 22);

(3) Anlage von freien, oberirdischen Nestern.

Die phylogenetische Bewertung dieser Verhaltensunterschiede ist schwierig, weil zumindest bei manchen Taxa auch eine ausgeprägte intraspezifische Plastizität beim Nestbauverhalten auftritt (z. B. COOPER 1979, GESS & GESS 1991, WEAVING 1994). Weitere Probleme ergeben sich aus der gegenwärtigen, in einigen Fällen vermutlich unnatürlichen Gattungsklassifikation, sowie aus ungenauen oder zweifelhaften Literaturangaben (CARPENTER & CUMMING 1985). Typische, in Hartböden gegrabene, hypogäische Nester, die mit dem Grundmuster der Vespidae weitgehend übereinstimmen, finden sich bei einer Reihe von Taxa, insbesondere bei verschiedenen *Odynerus*-Arten (MIOTK 1979, HAESELER 1997, LITH 1956) und *Paragymnomerus* (MÓCZÁR 1960, 1962), aber z. B. auch bei Vertretern von *Allepipona* (GESS & GESS 1991), *Antepipona* (GESS & GESS 1991), *Paravespa* (GESS & GESS 1988c) und *Tricarinodynerus* (GESS & GESS 1991). Die Nestarchitektur und das Verhalten, sowohl beim Graben als auch beim Errichten des Nestvorbaus, weisen bei diesen Taxa detaillierte Übereinstimmungen mit der Nestarchitektur und dem Nestbauverhalten von *Euparagia* und den primär hypogäisch nistenden Masarini auf: So wird beispielsweise das harte Bodensubstrat beim Graben mit regurgitierter Flüssigkeit aufgeweicht, mit den Mandibeln abgeschabt und zu einem Kügelchen geformt. Dieses Kügelchen wird dann mit den Mandibeln unter Beteiligung des Labiomaxillarkomplexes festgehalten und rückwärts laufend aus dem Nest transportiert. Am Anfang verwenden die Weibchen die feuchten Substratkügelchen, um damit einen Nestvorbau zu errichten. Beim Ansetzen eines Kügelchens halten sich die Weibchen auf der Außenseite des Nestvorbaus mit den Mittel- und Hinterbeinen fest, während sich ihre Mandibeln und Vorderbeine auf der Innenseite befinden und das Metasoma außen winklig zur Ventralseite hin abgebogen wird (OLBERG 1959, BELLMANN 1995: 144). Nach Fertigstellung des Nestvorbaus werden die Kügelchen meist fliegend vom Nest wegtransportiert und an einer bestimmten Abwurfstelle fallen gelassen. Bei der zum Graben verwendeten Flüssigkeit handelt es sich ursprünglich, wie im Grundmuster der Vespidae, vermutlich um Wasser, da die Weibchen vieler Arten Wasserstellen besuchen, wo sie, taxonspezifisch verschieden, entweder am Rand oder auf der Wasseroberfläche sitzend (Abb. 21) Wasser aufnehmen (LONGAIR 1984). Abgeleitet ist die Verwendung von Wassertropfen auf Blättern bei *Synagris cornuta* (L.) (LONGAIR 2004) und von Sekreten der Schaumzikade *Philaenus spumarius* L. bei *Odynerus spinipes* L. (MIOTK 1979). Neben der regurgitierten Flüssigkeit wird vielleicht zusätzlich auch noch Labialdrüsensekret verwendet (COWAN 1991). Alle bislang untersuchten Arten erstellen die Brutzellen durch das Ausgraben eines Hohlraumes, dessen Wand lediglich verfestigt wird (GESS & GESS 1976, 1988c, 1991, MÓCZÁR 1960, OLBERG 1959: 141). Das Baumaterial für die Zellverschlüsse, bzw. Zwischenwände stammt aus dem Nest.

Aufgrund dieser vielfältigen Übereinstimmungen zwischen der Nestarchitektur und dem Nestbauverhalten der hypogäisch, in selbst gegrabenen Nestern nistenden Eumeninae, Euparagiinae und Masarinae, ist die Homologiewahrscheinlichkeit für diese Art der Nestanlage hoch. Daher ist die Anlage eines hypogäischen, in Hartboden gegrabenen Nestes vermutlich ein plesiomorphes Grundmustermerkmal der Eumeninae, das bereits aus dem Grundmuster der Vespidae stammt. Diese Hypothese steht im Einklang mit den Auffassungen von IWATA (1976) und PARKER (1966), die ebenfalls die Anlage unterirdischer, selbst gegrabener Nester innerhalb der Eumeninae für ursprünglich halten. Sie setzt allerdings ein hohes Maß an Homoplasie hinsichtlich der beiden anderen Nesttypen innerhalb der Eumeninae voraus (CARPENTER & CUMMING 1985) und bedarf daher weiterer kritischer Überprüfung.

Innerhalb der Eumeninae finden sich modifizierte Formen selbst gegrabener, unterirdischer Nester, deren Architektur sich leicht vom Grundmuster der Eumeninae ableiten lässt. So fehlt z. B. bei *Pseudepipona* (SPRADBERY 1973:46) und *Tropidodynerus* (FERTON 1895, ARENS 1999) der Nestvorbau, bei letzterem sind die Nester zusätzlich stets nur unizellulär. Bei *Parachilus* sind die Brutzellen durch eine feine Zwischenwand aus Lehm in ein distales Ei- und ein oder mehrere proximale Proviantkompartimente unterteilt (GESS 1976, GESS & GESS, 1988c).

Ähnlich wie bei den Masarinae sind auch innerhalb der Eumeninae in Zusammenhang mit der Besiedlung von Sandhabitaten mehrfach konvergent spezielle morphologische Anpassungen an das Graben in wenig bin-

digem Lockersubstrat entstanden. Es handelt sich dabei um Psammophoren, die durch verlängerte, abgeplattete und mit langen Setae bestandene Labialpalpen und bei *Pterocheilus* zusätzlich durch lange Setae an den Mandibeln und den Genae gebildet werden (BOHART 1940, CARPENTER & CUMMING 1985). Der so gebildete Korb ermöglicht den Transport von Sandkörnern unter Beibehaltung der plesiomorphen Grabtechnik mit den Mandibeln aus dem Grundmuster der Eumeninae (GRISSELL 1975).

Mehrfach konvergent ist die Anlage von Nestern in bereits vorhandenen, oberirdischen Hohlräumen entstanden (CARPENTER & CUMMING 1985), wie z. B. natürlichen Spalten und Höhlungen im Boden, Fraßgängen im Holz (Abb. 22), alten Nestern, Schneckenhäusern etc. (NIELSEN 1932, SPRADBERY 1973). In abgeleiteten Fällen kann der Nestgang auch durch Ausfressen von markhaltigen Stengeln selbst angelegt werden. Die Brutzellen sind bei vielen Taxa seitlich einfach durch die Wandung des Hohlraums begrenzt und werden vorne und hinten durch Lehmzwischenwände voneinander getrennt (SPRADBERY 1973: 52), so dass Linienbauten entstehen. Bei manchen Arten, wie z. B. *Gymnomerus laevipes* (SHUCKARD), werden die Zellen vollständig mit Lehm ausgekleidet (BRISTOWE 1948). Gegenüber dem Grundmuster der Eumeninae ist das Nestbauverhalten bei Nestern dieses Typs dadurch abgeleitet, dass die Weibchen zusätzlich zur Wassersammelstelle und zum Neststandort eine Lehmsammelstelle aufsuchen und das Baumaterial von dort fliegend zum Neststandort transportieren müssen. Zusätzlich ist das Grabverhalten reduziert. Alle übrigen Verhaltenselemente, insbesondere das Errichten der Zellverschlüsse, sind bereits im Grundmuster der Eumeninae vorhanden.

Ebenfalls mehrfach entstanden ist die Anlage freier, oberirdischer Zellen, z. B. an Steinen oder Zweigen (CARPENTER & CUMMING 1985). Nester dieses Typs finden sich z. B. innerhalb der „Zethini" (DUCKE 1914, BOHART & STANGE 1965), bei verschiedenen „Eumenini", wie z. B. *Hypodynerus*, *Montezumia*, *Synagris* oder *Ancistrocerus oviventris* (Wesmael) und *Eumenes* s.l. (ROUBAUD 1910, NIELSEN 1932, CARPENTER & CUMMING 1985, OLBERG 1959: 122-141, BETTAG 1990, BELLMANN 1995: 140-141, 148). Die charakteristischen, urnenförmigen Brutzellen mit einem trichterförmigen Rand um die Zellöffnung von *Eumenes* s.l. stellen dabei eine Synapomorphie dieser monophyletischen Gruppe dar (CARPENTER & CUMMING 1985). Inwieweit sich solche oberirdischen Nester von Nestern in Hohlräumen (wie vermutlich bei *Ancistrocerus oviventris*) oder aber direkt von hypogäisch gegrabenen Nestern ableiten, ist derzeit unsicher.

Das beim Nestbau verwendete Material ist bei Vertretern der „Eumenini" angefeuchtetes, lehmiges Bodensubstrat. Die bisher untersuchten „Zethini" (z. B. *Discoelius*, *Zethus*, *Calligaster*) und Raphiglossini (*Raphiglossa*, *Psiliglossa*) verwenden stattdessen zerkautes Pflanzenmaterial und Blattstücke, die oft zusätzlich mit größeren Mengen Speichel vermischt werden (FERTON 1920, BISCHOFF 1927: 211ff., BLÜTHGEN 1961: 216, BOHART & STANGE 1965, KROMBEIN 1991). Innerhalb der Eumeninae ist die Verwendung von Pflanzenmaterial wahrscheinlich abgeleitet, während die Nutzung von Lehm ein plesiomorphes Grundmustermerkmal darstellt, das ursprünglich bereits aus dem Grundmuster der Vespidae stammt. Für diese Hypothese spricht, dass bei *Euparagia* und bei den Masarinae als Außengruppen, ausschließlich angefeuchtetes Bodensubstrat als Baumaterial genutzt wird. Darüber hinaus sind innerhalb der Eumeninae alle Taxa die pflanzliches Material zum Nestbau verwenden abgeleitet hinsichtlich der Art ihrer Nestanlage, nutzen also vorhandene Hohlräume oder bauen freie, oberirdische Nester. Schließlich unterscheidet sich der von den „Zethini" hergestellte Pflanzenmörtel mit den groben Blattstücken deutlich von dem feineren, papierartigen, aus Pflanzenfasern gewonnenen Nestmaterial der sozialen Taxa und ist daher vermutlich nicht mit diesem homolog.

Die Eiablage erfolgt im Grundmuster der Eumeninae vor Beginn der Verproviantierungsphase einer Brutzelle (CARPENTER & CUMMING 1985, COWAN 1991). Dieses plesiomorphe Merkmal wurde aus dem Grundmuster der Vespidae übernommen. Bei einem Großteil der Arten wird das Ei mit Hilfe eines Filaments an der Wand der Brutzelle befestigt (COWAN 1991), nur vereinzelt wird es direkt an die Zellwand angeheftet (z. B. *Raphiglossa zethoides* Saussure, FERTON 1920) oder frei am Boden der Zelle abgelegt (z. B. *Gymnomerus laevipes*, BRISTOWE 1948). Ein Filament zur Befestigung des Eies findet sich auch in den Brutzellen von *Euparagia* (Euparagiinae) und *Gayella* (Masarinae) (s. oben). Es ist daher wahrscheinlich, das es sich dabei um ein plesiomorphes Merkmal handelt, das bereits in der Stammlinie der Vespidae entstanden ist und später in das Grundmuster der Eumeninae übernommen wurde.

Die Verproviantierung der Brutzellen erfolgt beim überwiegenden Teil der Eumeninae als Massenverproviantierung, was ein plesiomorphes Grundmustermerkmal dieser Gruppe darstellt (CARPENTER & CUMMING 1985, COWAN 1991). Vereinzelt kann es dabei unter ungünstigen äußeren Bedingungen fakultativ zu Verzögerungen bei der Verproviantierung kommen, so dass die Larve bereits geschlüpft ist, bevor die Verproviantierungsphase beendet und die Zelle verschlossen wird (COWAN 1991). Dies bezeichnet COWAN (1991) als verzögerte Verproviantierung (= delayed provisioning). Mindestens dreimal hat sich konvergent innerhalb der Eumeni-

nae daraus eine progressive Verproviantierung (= progressive provisioning) entwickelt (CARPENTER & CUMMING 1985, COWAN 1991, DUCKE 1914, KROMBEIN 1978, 1991). Bei diesen Taxa verbringen die Weibchen nach der Eiablage einen großen Teil ihrer Zeit in der Brutzelle und gehen nur in Abhängigkeit vom Futterbedarf der sich entwickelnden Larve auf die Jagd (COWAN 1991, LONGAIR 2004). Progressiv verproviantierende Arten versorgen ihre Larven mit auffällig immobilen, vermutlich stets ausgiebig malaxierten Beutetieren (COWAN 1991). Die Weibchen von *Synagris cornuta* füttern ihre Larven sogar direkt mit malaxierten Beutestückchen (ROUBAUD 1910, LONGAIR 2004). Nach Abschluss der Verproviantierungsphase wird jede Brutzelle vom Weibchen mit einem Deckel verschlossen.

Die meisten Eumeninae jagen Schmetterlingsraupen (IWATA 1976, KROMBEIN 1979), was vermutlich den ursprünglichen Zustand innerhalb der Eumeninae darstellt (CARPENTER & CUMMING 1985). Abgeleitet davon ist die Nutzung von Blattwespen- (Tenthredinidae) und Käferlarven (Chrysomelidae und Curculionidae) als Larvenproviant. Der Spezialisierungsgrad einzelner Taxa hinsichtlich ihres Beutespektrums ist unterschiedlich (GATHMANN & TSCHARNTKE 1999, BUDRIENE 2003), aber eine phylogenetische Bewertung der Unterschiede ist derzeit nicht möglich (CARPENTER & CUMMING 1985). Das Verteilungsmuster der Stiche, mit denen die Beute paralysiert wird, über die einzelnen Körpersegmente des Beutetieres, unterscheidet sich zwischen einzelnen Taxa (EVANS 1966). Es wird dabei stärker von der phylogenetischen Stellung eines Taxons als vom Beutetyp beeinflusst (BUDRIENE & BUDRYS 2004).

Wie im Grundmuster der Vespidae werden bei den Eumeninae während der Ontogenese fünf Larvenstadien durchlaufen (SPRADBERY 1973: 61). Ruhestadium ist wie bei Euparagiinae und Masarinae das Praepuppenstadium und die Verpuppung erfolgt etwa zwei Wochen vor Beginn der nächsten Flugzeit der Imagines (SPRADBERY 1973: 62). Die Zahl der Generationen in einem Jahr wird von ökologischen Faktoren beeinflusst. Typische Bodennister, die ihre Nester selber graben, wie z. B. *Odynerus*, *Paragymnomerus* aber auch verschiedene afrotropische Arten sind univoltin (MIOTK 1979, MÓCZÁR 1962, GESS 1981). Demgegenüber sind (oberirdische) Hohlraumnister auch in gemäßigten Breiten oft bivoltin (zusammengefasst in COWAN 1991). In tropischen Habitaten mit gleichförmigem Klima ist die Populationsgröße manchmal nur einer geringen saisonalen Populationsdynamik unterworfen (BROOKE 1981), aber in einigen Fällen treten auch hier deutliche Schwankungen in der Populationsdichte auf (IWATA 1964). Für die Stammart der Eumeninae ist zu vermuten, dass sie ähnlich wie die Stammart der Vespidae in semiariden Gebieten gelebt und Nester in Hartböden gegraben hat. Sie war dementsprechend vermutlich univoltin und diapausierte über einen langen Zeitraum im Praepuppenstadium.

## Entstehung der Sozialität innerhalb der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]

Innerhalb der Stammlinie der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] sind einfache soziale Gemeinschaften entstanden. Diese umfassten zunächst nur wenige, miteinander verwandte Weibchen, die ein gemeinsames Nest nutzten und zwischen denen es temporär zur Ausbildung reproduktiver Arbeitsteiligkeit kam (WEST-EBERHARD 1978, CARPENTER 1991). Frisch geschlüpfte Tiere verhielten sich dabei zunächst funktionell wie Arbeiterinnen, wurden dann aber mit zunehmendem Alter ebenfalls fertil und erzeugten eigene Nachkommen, wobei sie in der Dominanzhierarchie ihres Geburtsnestes aufstiegen oder eigene Nester gründeten. Nach der Klassifikation von WEST-EBERHARD (1978, modifiziert nach CARPENTER 1991) befinden sich solche Gemeinschaften im Stadium rudimentärer Kastendifferenzierung (Abb. 25). Rezent ist diese einfache soziale Organisationsform noch bei basalen Taxa der Stenogastrinae vorhanden (CARPENTER 1991, TURILLAZZI 1991) und findet sich auch innerhalb von Nestgründungsgemeinschaften fertiler Weibchen bei basalen Teiltaxa der Polistinae (Abb. 23). Sie ist daher wahrscheinlich sowohl Bestandteil des Grundmusters der Stenogastrinae als auch der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]. Im weiteren Verlauf der Phylogenese haben sich die Kastenunterschiede sowohl innerhalb der Stenogastrinae als auch in der Stammlinie der [Polistinae + Vespinae] unabhängig voneinander weiter verstärkt und es ist schließlich zur Ausbildung einer dauerhaft sterilen Arbeiterinnenkaste gekommen ist (CARPENTER 1991, TURRILLAZZI 1991). Aus solchen eusozialen Gemeinschaften haben sich dann innerhalb der [Polistinae + Vespinae] mehrfach unabhängig voneinander langfristig monogyne und dauerhaft polygyne Sozietäten entwickelt (Abb. 25) (CARPENTER 1991).

Mehrere Synapomorphien der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit der Entstehung sozialer Nestgemeinschaften. Es sind dies die adult-adult Trophallaxis, die Kooperation mehrerer Weibchen bei der Betreuung der Brut, die simultane progressive Verproviantierung mehrere Larven durch ein Weibchen mit malaxierter Arthropoden – Beute und die Betreuung der Larven bis zum Puppenstadium (CARPENTER 1988b, 1991). Die Brutzellen werden bei manchen Arten der Stenogastrinae zu Beginn des Präpuppenstadiums noch von den Weibchen verschlossen (TURILLAZZI 1991). Dies ist ein plesiomorphes Merkmal, das bereits aus dem Grundmuster der Vespidae stammt (CARPENTER 1991). Innerhalb der Stenogastrinae und in

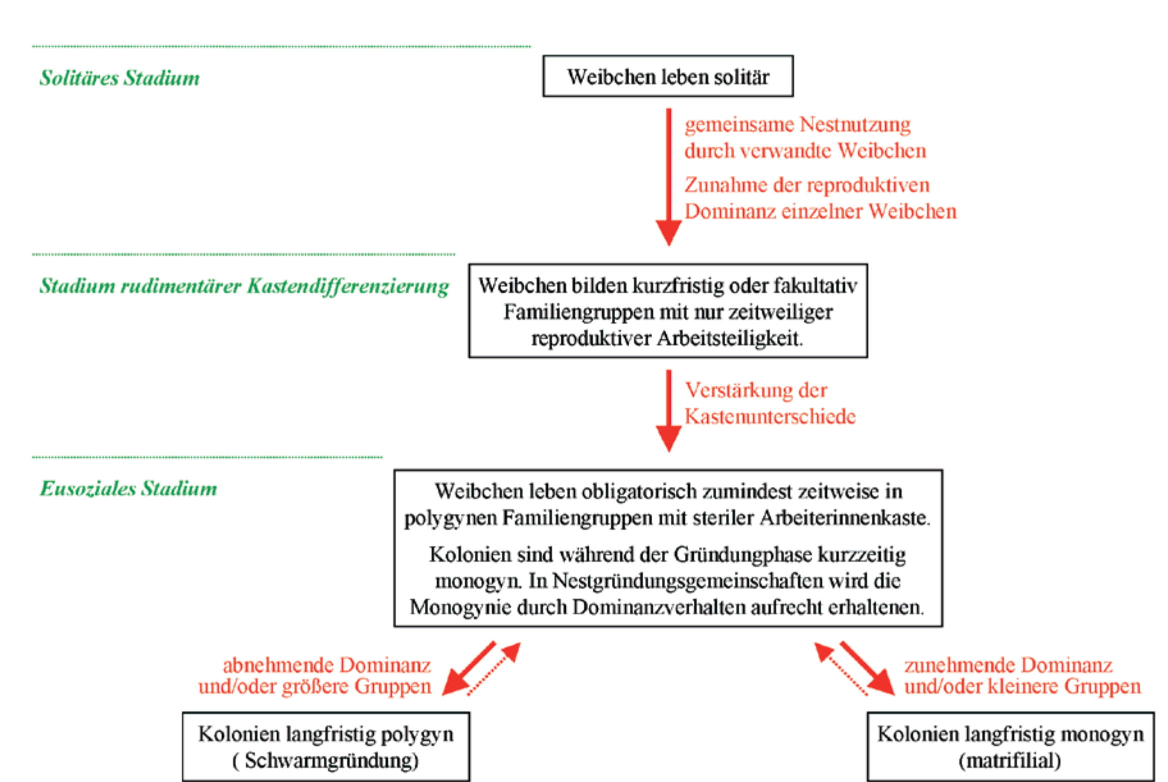



**Abb. 25**: Szenario zur Entstehung eusozialer Gemeinschaften innerhalb der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae]. Das solitäre Stadium bildet den plesiomorphen Ausgangszustand im Grundmuster der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] (verändert nach WEST-EBERHARD 1978 und CARPENTER 1991).

der Stammlinie der [Polistinae + Vespinae] ist der Zellverschluss dann konvergent reduziert worden, so dass der Kokondeckel von außen frei zugänglich ist.

Ein weiterer Neuerwerb der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] ist die Anlage oberirdischer Nester. Diese werden vollständig aus gesammeltem Material errichtet und ragen frei vom Substrat auf (CARPENTER 1988b). Im ursprünglichen Zustand sind die Brutzellen in offenen Waben angeordnet, eine Nesthülle fehlt (CARPENTER 1988b). Die Form des Nestes wurde sowohl innerhalb der Stenogastrinae (TURILLAZZI 1991) als auch innerhalb der [Polistinae + Vespinae] (WENZEL 1991) vielfältig abgewandelt.

Die Stammart der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] fertigte ihre Nester vermutlich aus Lehm (CARPENTER 1988b), wie dies heute noch bei einigen basalen Taxa der Stenogastrinae der Fall ist (TURILLAZZI 1991). Dieses ist ein plesiomorphes Merkmal, das aus dem Grundmuster der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] übernommen wurde und schon in der Stammlinie der Vespidae entstanden ist. Unabhängig voneinander kam es später innerhalb der Stenogastrinae und in der Stammlinie der [Polistinae + Vespinae] zur Verwendung von Pflanzenfasern als Baumaterial. Diese Entwicklung vollzog sich vermutlich konvergent, da zwischen dem papierähnlichen Nestmaterial der [Polistinae + Vespinae] und dem der Stenogastrinae deutliche Unterschiede bestehen (HANSELL 1985). Das typische Wespenpapier der [Polistinae + Vespinae] ist wesentlich fester als das der Stenogastrinae und ist vermutlich in Zusammenhang mit der Ausbildung eines stabilen, zentralen Aufhängestiels an der Wabe entstanden (Abb. 23). Dieses stabile Material war eine Vorraussetzung für den Bau größerer Nester, ohne die eine Zunahme der Koloniegröße innerhalb der [Polistinae + Vespinae] nicht möglich gewesen wäre (HANSELL 1985, 1987). Das Sammeln von Pflanzenfasern als Baumaterial erfolgt bei verschiedenen Vertretern der [Polistinae + Vespinae] weitgehend ähnlich. Die Substratoberfläche wird mit Labialdrüsensekret angefeuchtet und die Fasern langsam, rückwärts, parallel zur Maserung laufend mit Bewegungen der Mandibeln abgeschabt (Abb. 27). Das so gewonnene Material wird hinter den Mandibeln mit den Palpi zu einem Kügelchen geformt und fliegend zum Nest transportiert (EDWARDS 1980: 48-49). Dieses Verhalten ähnelt dem Grabverhalten im Grundmuster der Vespidae und ist ihm daher vermutlich homolog.

Die Ernährungsweise der Imagines wurde weitgehend unverändert aus dem Grundmuster [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespinae] übernommen. Wichtigste Proteinquelle der adulten Weibchen sind Eiweiße aus Beutetieren, die von den Wespen beim Malaxieren von Beuteteilen konsumiert werden (TURILLAZZI 1991, EDWARDS 1980: 144, HUNT 1984, 1994, SPRADBERY 1973: 44, 147). Daneben kann in geringem Maße auch noch Pollen aufgenommen werden (HUNT et al. 1991). Eine wichtige Kohlenhydratquelle der Imagines ist wie im Grundmuster der Vespidae Nektar aus Blüten mit offen liegenden Nektarien (Abb. 26), daneben sind aber auch Baumsäfte und reifes Obst von großer Bedeutung (SPRADBERY 1973: 44, EDWARDS 1980, HUNT 1994).




**Abb. 26-27**: (**26**) Männchen von *Dolichovespula saxonica* (F.) (Vespinae) bei der Nektaraufnahme an Blüten des Doldengewächses *Angelica sylvestris* L. (**27**) Arbeiterin von *Vespula germanica* (F.) (Vespinae) beim Sammeln von Holzfasern. Dieses komplexe Verhalten weist detaillierte Übereinstimmungen mit dem Grabverhalten beim Nestbau im Grundmuster der Vespidae auf und ist ihm vermutlich homolog.

## Zusammenfassung

Die Ernährungs- und Nistweisen der basalen Teiltaxa der Faltenwespen werden zusammenfassend dargestellt und Hypothesen zur Evolution verschiedener Lebensformen innerhalb dieser Taxa formuliert. Die Faltenwespen bieten gute Vorraussetzungen für die Rekonstruktion der Entstehungsgeschichte verschiedener Lebensformtypen, da die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den höheren Taxa hinreichend bekannt sind und bionomische Daten zumindest von einzelnen Vertretern aller relevanten Taxa vorliegen.

Innerhalb der Stammlinie der Vespidae entstanden drei apomorphe Verhaltenskomplexe. Es waren dies die Anlage eines unterirdischen, mehrzelligen Nestes vor der Beutejagd, das mit Hilfe von Wasser in Hartböden gegraben wurde. Ferner die Eiablage vor der Verproviantierungsphase einer Brutzelle und die Massenverproviantierung der Brutzellen mit mehreren, kleinen Larven holometaboler Insekten. Die Ernährungsweise der Imagines entsprach dem plesiomorphen Zustand im Grundmuster der [Scoliidae + Vespidae], d.h. sie nahmen Nektar an Blüten mit offenen Nektarien auf und nutzten Pollen als wichtigste Proteinquelle. Diese Lebensform findet sich rezent noch bei den Euparagiinae und war auch bei der Stammart der [Masarinae + Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespidae] noch vorhanden.

In der Stammlinie der Masarinae hat sich daraus eine bienenähnliche Lebensform entwickelt, d.h. die Brutzellen werden mit Pollen und Nektar als Larvennahrung verproviantiert. Die Stammart der Masarinae nistete wie die Stammart der Vespidae in selbst gegrabenen Nestern in hartem Boden. Sekundär ist daraus zweimal eine oberirdische Nistweise mit freien Lehmzellen entstanden. Ein solcher Übergang zur oberirdischen Nistweise hat auch innerhalb der Eumeninae mehrfach stattgefunden.

In der Stammlinie der [Eumeninae + Stenogastrinae + Polistinae + Vespidae] kam es zu einer deutlichen Verschiebung im Nahrungsspektrum der Imagines. Als Proteinquelle dienen den Weibchen nun überwiegend Eiweiße aus Beutetieren, während Pollen nur von geringer Bedeutung ist. Kohlenhydrate werden aber weiterhin vorwiegend in Form von Nektar aus leicht zugänglichen Blüten aufgenommen.

Soziale Gemeinschaften sind innerhalb der Vespidae nur einmal innerhalb der Stammlinie der [Stenogastrinae + Polistinae + Vespidae] entstanden. Eng damit verbunden war die Entstehung von oberirdischen Nestern mit Brutzellen, die in einer Wabe angeordnet sind.

## Literatur


ARENS W. (1999): Zum Verhalten von *Tropidodynerus interruptus* (BRULLÉ) 1832) (Vespoidea, Eumenidae) und seines Brutparasits *Chrysis jaxartis* SEM. am Nest. — Linzer biol. Beitr. **31** (1): 147-158.

ARÉVALO E., ZHU Y., CARPENTER J.M. & J.E. STRASSMANN (2004): The phylogeny of the social wasp subfamily Polistinae: evidence from microsatellite flanking sequences, mitochondrial COI sequence, and morphological characters. — BMC Evolutionary Biology (http://www.biomedcentral.com/1471-2148/4/8) **4**: 8.

AX P. (1984): Das Phylogenetische System – Systematisierung der lebenden Natur aufgrund ihrer Phylogenese. — G. Fischer, Stuttgart, Jena, New York: 1-349.

BELLMANN H. (1984): Beobachtungen zum Brutverhalten von *Celonites abbreviatus* VILLERS (Hymenoptera, Masaridae). — Zool. Anz. **212**: 321-328.

BELLMANN H. (1995): Bienen, Wespen, Ameisen: die Hautflügler Mitteleuropas. — Kosmos Naturführer. Franckh-Kosmos, Stuttgart: 1-336.

BEQUAERT J. (1940): Notes on the distribution of *Pseudomasaris* and the food plants of Masaridinae and Gayellinae (Hymenoptera Vespidae). — Bull. Brooklyn ent. Society **35** (2): 37-45.

BERTONI A. DE W. (1921): Novedades Himenopterologicos. — Rev. Soc. cient. Paraguay **1**: 11-12.

BETREM J.G. (1928): Monographie der indo-australischen Scoliiden mit zoogeographischen Betrachtungen. — Wageningen: 1-388.

BETTAG E. (1990): Zur Bionomie und Artunterscheidung westeuropäischer *Eumenes* F.- 1. Beitrag. — Mainzer Naturw. Archiv **28**: 47-80.

BISCHOFF H. (1927): Biologie der Hymenopteren. — Springer, Berlin: 1-598

BLÜTHGEN P. (1961): Die Faltenwespen Mitteleuropas (Hymenoptera, Diploptera). — Abh. Dt. Akad. Wiss., Berlin 1961 (2): 1-249.

BOHART R.M. (1940): A revision of the North American species of *Pterocheilus* and notes on related genera (Hymenoptera, Vespidae). — Ann. Ent. Soc. Amer. **33**: 162-208.

BOHART R.M. (1948): The genus *Euparagia* in North America (Hymenoptera, Vespidae, Euparagiinae). — Pan-Pac. Entomol. **24**: 149-154.

BOHART R.M. (1989): A review of the genus *Euparagia* (Hymenoptera: Masaridae). — J. Kans. Entomol. Soc. **62** (4): 462-467.

BOHART R.M. & L.A. STANGE (1965): A revision of the genus *Zethus* in the Western Hemisphere (Hymenoptera, Eumenidae). — Univ. Calif. Publ. Entomol. **40**: 1-208.

BRADLEY J.C. (1922): The taxonomy of the masarid wasps, including am monograph on the north american species. — Univ. Calif. Publ. Technical Bulletins College of Agriculture, Agricultural Experiment Station Entomology **1** (9): 369-464, pl. 2-16.

BRISTOWE W.S. (1948): Notes on the habits and prey of twenty species of British hunting wasp. — Proc. Linn. Soc. Lond. **160**: 12-37.

BROOKE M. de L. (1981): The nesting biology and population dynamics of the Seychelles potter wasp *Eumenes alluaudi* PÉREZ. — Ecol. Entomol. **6**: 365-377.

BROTHERS D.J. (1992): The first Mesozoic Vespidae (Hymenoptera) from Southern Hemisphere. — J. Hym. Res. **1**: 119-124.

BROTHERS D.J. (1999): Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). — Zool. Scripta **28**: 233-250.

BROTHERS D.J. & J.M. CARPENTER (1993): Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. — J. Hym. Res. **2**: 227-302.

BUDRIENE A. (2003): Prey of *Symmorphus* wasps (Hymenoptera: Eumeninae) in Lithuania. — Acta Zool. Lituanica **13**: 306-310.

BUDRIENE A. & E. BUDRYS (2004): Hunting behaviour of predatory wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae): is the distribution of stinging effort phylogenetically inherited or dependent on the prey type? — Ann. Soc. ent. France (N.S.) **40**: 259-268.

CARPENTER J.M. (1982): The phylogenetic relationships and natural classification of the Vespoidea (Hymenoptera). — Syst. Entomol. **7**: 11-38.

CARPENTER J.M. (1987): Phylogenetic relationships and classification of the Vespinae (Hymenoptera: Vespidae). — Syst. Entomol. **12**: 413-431.

CARPENTER J.M. (1988a): The phylogenetic systems of the Gayellini (Hymenoptera: Vespidae, Masarinae). — Psyche **95**: 211-241.

CARPENTER J.M. (1988b): The phylogenetic system of the Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespidae). — J. New York ent. Soc. **96**: 140-175.

CARPENTER J.M. (1991): Phylogenetic relationships and the origin of social behavior in the Vespidae. — In: ROSS K.G. & R.W. MATTHEWS (Eds), The Social Biology of Wasps. Cornell University, Ithaca: 7-32.

CARPENTER J.M. (1993): Biogeographic Patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two Views of Africa and South America. — In: GOLDBLATT P. (Ed.), Biological Relationships Between Africa and South America Proceedings of the 37th Annual Systematics Symposium, held at Missouri Botanical Gardens, 4-6 October 1990. Yale Univ. Press, NewHaven, London: 139-155.

CARPENTER J.M. (1996): Generic classification of the Australian pollen wasps (Hymenoptera: Vespidae; Masarinae). — J. Kans. Entomol. Soc. **69** (4 Suppl.): 384-400.

CARPENTER J.M. (2003): On "molecular phylogeny of Vespidae (Hymenoptera) and the evolution of sociality in wasps". — Am. Mus. Novitates **3389**: 1-20.

CARPENTER J.M. & J.M. CUMMING (1985): A character analysis of the North American potter wasps (Hymenoptera; Vespidae; Eumeninae). — J. nat. Hist. **19**: 877-916.

CARPENTER J.M. & E.P. PERERA (2006): Phylogenetic relationships among Yellowjackets and the Evolution of Social parasitism (Hymenoptera: Vespidae, Vespinae). — Am. Mus. Novitates **3507**: 1-19.

CARPENTER J.M. & A.P. RASNITSYN (1990): Mesozoic Vespidae. — Psyche **97**: 1-20.

CHILCUTT C.F. & D.P. COWAN (1992): Carnivory in adult female euminid wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) and its effect on egg production. — Great Lakes Entomol. **25**: 297-301.

CLAUDE-JOSEPH F. (1930): Recherches biologiques sur les prédateurs du Chili. — Ann. des Sc. Nat., Zool., 10e série **13**: 289-354.

CLEMENT S.L. & E.E. GRISSELL (1968): Observations on the nesting habits of *Euparagia scutellaris* CRESSON (Hymenoptera: Masaridae). — Pan-Pac. Entomol. **44**: 34-37.

COCKERELL T.D.A. (1909): Descriptions of Hymenoptera from Baltic amber. — Mitt. Geol.-Pal. Inst. Bernsteins. Univ. Königsberg **50**: 1-20.

COOPER K.W. (1952): Records and flower preferences of masarid wasps. II. Polytrophy or oligotrophy in Pseudomasaris. — Amer. Midland Nat. **48**: 103-110.

COOPER K.W. (1979): Plasticity in nesting behaviour of a renting wasp, and its evolutionary implications. Studies on eumenine wasps VIII (Hymenoptera, Aculeata). — J. Wash. Acad. Sc. **69**: 151-158.

COWAN D.P. (1991): The solitary and presocial Vespidae. — In: ROSS K.G. & R.W. MATTHEWS (Eds), The Social Biology of Wasps. Cornell University, Ithaca: 33-73.

DUCKE A. (1914): Über Phylogenie und Klassifikation der sozialen Vespiden. — Zool. Jb. Anat. **36**: 303-330.

EDWARDS R. (1980): Social wasps. — Rentokil Limited, East Grinstead: 1-398.

EVANS H.E. (1966): The behaviour patterns of solitary wasps. — Ann. Rev. Entomol. **11**: 123-154

FERTON C. (1895): L'instinct de quelques hyménoptères du genre *Odynerus* LATREILLE. — Actes Soc. linn. Bordeaux **48**: 219-230.

FERTON C. (1910): Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs. 6e Série. — Ann. Soc. Ent. Fr. **79**: 145-178.

FERTON C. (1920): Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description deux espèces nouvelles. (9e Série). — Ann. Soc. Ent. Fr. **89**: 329-375.

GATHMANN A. & T. TSCHARNTKE (1999): Landschafts-Bewertung mit Bienen und Wespen in Nisthilfen: Artenspektrum, Interaktionen und Bestimmungsschlüssel. — Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. **73**: 277-305.

GESS F.W. (1981): Some aspects of an ethological study of the aculeate wasps and the bees of a karroid area in the vicinity of Grahamstown, South Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **14**: 1-80.

GESS F.W. (1998): *Priscomasaris namibiensis* GESS, a new genus and species of Masarinae (Hymenoptera: Vespidae) from Namibia, southern Africa, with a discussion of its position within the subfamily. — J. Hym. Res. **7**: 296-304.

GESS F.W. & S.K. GESS (1976): An ethological study of *Parachilus insignis* (SAUSSURE) (Hymenoptera: Eumenidae) in the Eastern Cape Province of South Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **11**: 83-102.

GESS F.W. & S.K. GESS (1980): Ethological studies of *Jugurtia confusa* RICHARDS, *Ceramius capicola* BRAUNS, *C. linearis* KLUG and *C. lichtensteinii* (KLUG) (Hymenoptera: Masaridae) in the eastern Cape Province of South Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **13**: 63-83.

GESS F.W. & S.K. GESS (1986): Ethological notes on *Ceramius bicolor* (THUNBERG), *C. clypeatus* RICHARDS, *C. nigripennis* SAUSSURE and *C. socius* TURNER (Hymenoptera: Masaridae) in the Western Cape Province of South Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **16**: 161-178.

GESS F.W. & S.K. GESS (1988a): A contribution to the knowledge of the taxonomy and the ethology of the genus *Masarina* RICHARDS (Hymenoptera: Masaridae). — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **16**: 351-362.

GESS F.W. & S.K. GESS (1988b): A further contribution of the ethology of the genus *Ceramius* LATREILLE (Hymenoptera: Masaridae) in the southern and western Cape Province of South Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **18**: 1-30.

GESS F.W. & S.K. GESS (1988c): A contribution to the knowledge of the ethology of the genera *Parachilus* GIORDANI SOIKA and *Paravespa* RADOSZKOWSKI (Hymenoptera: Eumenidae) in southern Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **18**: 57-81.

GESS F.W. & S.K. GESS (1990): A fourth contribution to the knowledge of the ethology of the genus *Ceramius* LATREILLE (Hymenoptera: Vespoidea: Masaridae) in southern Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **18**: 183-202.

GESS F.W. & S.K. GESS (1991): Some aspects of the ethology of five species of Eumenidae (Hymenoptera) in southern Africa. — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **18**: 245-270.

GESS F.W. & S.K. GESS (1992): Ethology of three Southern African ground nesting Masarinae, two *Celonites* species and a silk-spinning *Quartinia* species, with a discussion of nesting by the subfamily as a whole (Hymenoptera: Vespidae). — J. Hym. Res. **1**: 145-155.

GESS F.W., GESS S.K. & R.W. GESS (1995): An Australian Masarine, *Rolandia angulata* (RICHARDS) (Hymenoptera: Vespidae): Nesting and evaluation of association with *Goodenia* (Goodeniaceae). — J. Hym. Res. **4**: 25-32.

GESS S.K. (1996): The pollen wasps - Ecology and natural history of the Masarinae. — Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts: 1-340.

GESS S.K. (1999): Distribution and ethology of *Ceramius damarinus* TURNER (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) in Namibia. — Univ. Kansas Nat. Hist. Mus. Spec. Publ. **24**: 25-32.

GESS S.K. (2001): Distribution and ethology of *Priscomasaris* GESS (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae: Priscomasarina) in Namibia. — J. Hym. Res. **10**: 16-28.

GESS S.K. & F.W. GESS (1989): Flower visiting by masarid wasps in southern Africa (Hymenoptera: Vespoidea: Masaridae). — Ann. Cape Prov. Mus. (nat. Hist.) **18**: 95-134.

GESS S.K, GESS F.W. & R.W. GESS (1997): Update on the flower associations of southern african Masarinae with notes on the nesting of *Masarina strucki* GESS and *Celonites gariepensis* GESS (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). — J. Hym. Res. **6**: 75-91.

GOULET H. & J.T. HUBER (1993): Hymenoptera of the world: An identification guide to families. — Centre for Land and Biological Resources Research Ottawa, Ontario; Research Branch. IV. Series : Agriculture Canada Publication 1894/E Ottawa: 1-668.

GRISSELL E.E. (1975): Ethology and Larvae of *Pterocheilus texanus* (Hymenoptera: Eumenidae). — J. Kans. Entomol. Soc. **48**: 244-253.

HAESELER V. (1975): *Pterocheilus phaleratus* (Hymenoptera: Vespoidea), ein Nektardieb an den Blüten von *Lotus corniculatus* (Fabales: Fabaceae). — Entomol. Ger. **1**: 213-221.

HAESELER V. (1997): Die *Odynerus*-Arten *O. eburneofasciatus* DUSMET 1903, *O. antigai* DUSMET 1903 sowie *O. annulicornis* BLÜTHGEN 1956 und zur Biologie von *O. eburneofasciatus* DUSMET 1903 (Vespoidea: Eumenidae). — Linzer biol. Beitr. **29**: 151-166.

HANSELL M.H. (1985): The nest material of Stenogastrinae (Hymenoptera Vespidae) and its effect on the evolution of social behaviour and nest design. — Actes Coll. Ins. Soc. **2**: 57-63.

HANSELL M.H. (1987): Nest building as a facilitating and limiting factor in the evolution of eusociality in the Hymenoptera. — In: HARVEY P.H. & L. PARTRIDGE (Eds), Oxford Surveys in Evolutionary Biology **4,** Oxford University Press, Oxford: 155-181.

HENNIG W. (1982): Phylogenetische Systematik. — Pareys Studientexte **34**, Parey, Hamburg: 1-246.

HOUSTON T.F. (1984): Bionomics of a pollen-collecting wasp, *Paragia tricolor* (Hymenoptera: Masarinae), in Western Australia.. — Rec. West. Aust. Mus. **11**: 141-151.

HOUSTON T.F. (1986): Biological notes on the pollen wasp *Paragia* (*Cygnaea*) *vespiformis* (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) with description of a nest. — Aust. ent. Mag. **12**: 115-118.

HOUSTON T.F. (1995): Notes on the ethology of *Rolandia maculata* (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae), a pollen wasp with a psammophore. — Rec. West. Aust. Mus. **17**: 343-349.

HUNGERFORD H.B. (1937): *Pseudomasaris orientalis* (CRESSON) in Kansas (Hymenoptera-Vespidae). — J. Kans. Entomol. Soc. **10**: 133-134.

HUNT J.H. (1984): Adult nourishment during larval provisioning in a primitively eusocial wasp, *Polistes metricus* SAY. — Insectes Soc. **31**: 452-460.

HUNT J.H. (1994): Nourishment and social evolution in wasps sensu lato. — In: HUNT J.H. & C.A. NALEPA (Eds), Nourishment & Evolution in Insect Societies. Westview's Studies in Insect Biology, Westview Press, Oxford: 211-244.

HUNT J.H., BROWN P.A., SAGO K.M. & J.A. KERKER (1991): Vespid wasps eat pollen (Hymenoptera: Vespidae). — J. Kans. Entomol. Soc. **64**: 127-130.

IWATA K. (1964): Bionomics of nonsocial wasps in Thailand. — Nat. Life Southeast Asia **3**: 323-383.

IWATA K. (1976): Evolution of instinct - comparative ethology of Hymenoptera. — New Dehli: 1-535.

KRENN H.W., MAUSS V. & J. PLANT (2002): Evolution of the suctorial proboscis in pollen wasps (Masarinae, Vespidae). — Arthropod Structure & Development **31**: 103-120.

KROMBEIN K.V. (1978): Biosystematic studies of Ceylonese wasps. III. Life history, nest and associates of *Paraleptomenes mephitis* (CAMERON) (Hym.: Eumenidae). — J. Kans. Entomol. Soc. **51**: 721-734.

KROMBEIN K.V. (1979): Vespoidea. — In: KROMBEIN K.V., HURD P.D., SMITH D.R. & B.D. BURKS (Eds), Catalog of Hymenoptera in America North of Mexico **2**, Smithsonian Institution Press, Washington: 1469-1522.

KROMBEIN K.V. (1991): Biosystematic studies of Ceylonese wasps XIX: Natural history notes in several families (Hymenoptera: Eumenidae, Vespidae, Pompilidae and Crabronidae). — Smithson. Contrib. Zool. **515**: i-iv, 1-41.

KUGLER H. (1970): Blütenökologie. — Gustav Fischer, Stuttgart: 1-345.

LANDECK I. (2002): Nektarpflanzen der Borstigen Dolchwespe *Scolia hirta* in der Lausitz (Mitteleuropa) bei Berücksichtigung von Blütenfarbe, Blüten- und Blütenstandsmorphologie (Hymenoptera: Scoliidae). — Entomol. Gener. **26**: 107-120.

LICHTENSTEIN J. (1869): [no title.] — Ann. Soc. Ent. Fr. (4) **9**: xxix.

LITH H.P. van (1956): *Hoplomerus* (*Hoplomerus*) *spinipes* (L.) en *Hoplomerus* (*Spinicoxa*) *reniformis* (GMEL.). — Ent. Ber. **16**: 259-263.

LONGAIR R.W. (1984): Male mating behaviour in solitary vespid wasps (Hymenoptera: Vespidae). — Ph. D. thesis, Colorado State University, Fort Collins, Colorado: i-ix, 1-113.

LONGAIR R.W. (1985): Male behavior in *Euparagia richardsi* BOHART (Hymenoptera: Vespidae). — Pan-Pac. Entomol. **61**: 318-320.

LONGAIR R.W. (2004): Tusked males, male dimorphism and nesting behavior in a subsocial afrotropical wasp, *Synagris cornuta*, and weapons and dimorphism in the genus (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). — J. Kans. Entomol. Soc. **77**: 528-557.

MAUSS V. (1996): Contribution to the bionomics of *Ceramius tuberculifer* SAUSSURE (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae). — J. Hym. Res. **5**: 22-37.

MAUSS V. (2000): Anatomie des Darmtraktes von Pollenwespen (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae): Anpassungen an Pollentransport und -konsumtion. — Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent. **12**: 571-574.

MAUSS V. (2006): Observations on flower association and mating behaviour of the pollen wasp species *Celonites abbreviatus* (VILLERS, 1789) in Greece (Hymenoptera: Vespidae, Masarinae). — J. Hym. Res. **15**: 266-269.

MAUSS V. & A. MÜLLER (2000): A study of the bionomy of the Spanish pollen wasp *Ceramius hispanicus* DUSMET (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae): Nesting, mating, and flower association. — J. Hym. Res. **9**: 1-17.

MAUSS V. & R. TREIBER (1994): Bestimmungsschlüssel für die Faltenwespen (Hymenoptera: Masarinae, Polistinae, Vespinae) der Bundesrepublik Deutschland. — DJN Selbstverlag, Hamburg: 4-53.

MAUSS V., MÜLLER A. & R. PROSI (2006): Mating, Nesting and flower association of the east mediterranean pollen wasp *Ceramius bureschi* in Greece (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). — Entomol. Gener. **29**: 1-26.

MAUSS V., MÜLLER A. & E. YILDIRIM (2003): Nesting and flower association of the pollen wasp *Ceramius fonscolombei* LATREILLE, 1810 (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) in Spain. — J. Kans. Entomol. Soc. **76**: 1-15.

MAUSS V., MÜLLER A. & E. YILDIRIM (2005): First contribution to the bionomics of the pollen wasp *Ceramius caucasicus* ANDRÉ 1884 (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) in Turkey. — J. Kans. Entomol. Soc. **78**: 201-220.

MECHI M.R. (1999): Nesting behavior and distribution of nests in the pollen-wasp *Trimeria howardi* (Masarinae, Vespoidea). — Naturalia **24**: 75-90.

MICHA I. (1927): Beiträge zur Kenntnis der Scoliiden (Hym. Acul.). — Mitt. zool. Mus. Berlin **13**: 1-155.

MILLER J.S. & J.W. WENZEL (1995): Ecological characters and phylogeny. — Ann. Rev. Entomol. **40**: 389-415.

MIOTK P. (1979): Zur Biologie und Ökologie von *Odynerus spinipes* (L.) und *O. reniformis* (GMEL.) an den Lößwänden des Kaiserstuhls (Hymenoptera: Eumenidae). — Zool. Jb. Syst. **106**: 374-405.

MÓCZÁR L. (1960): The Loess wall of Tihany and the nesting of *Odynerus spiricornis* SPIN. (Hymenoptera, Eumenidae). — Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. Zool. **52**: 383-409.

MÓCZÁR L. (1962): Data on the development of *Odynerus spiricornis* SPIN. (Hymeoptera, Eumenidae). — Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung. Zool. **54**: 339-351.

MOORE W.S. (1975): Observations on the egg laying and sleeping habits of *Euparagia scutellaris* CRESSON (Hymenoptera, Masaridae). — Pan-Pac. Entomol. **51**: 286.

MORICE F.D. (1900): An Excursion to Egypt, Palestine, Asia Minor, & c., in search of Aculeate Hymenoptera. — Ent. Mon. Mag. **36**: 164-172.

MÜLLER A. (1996): Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). — Biol. J. Lin. Soc. **57**: 235-252.

NAUMANN I.D. & J.C. CARDALE (1987): Notes on the behaviour and nests of an Australian masarid wasp *Paragia* (*Paragia*) *decipiens decipiens* SHUCKARD (Hymenoptera: Vespoidea: Masaridae). — Aust. ent. Mag. **13**: 59-65.

NEFF J.L. & B.B. SIMPSON (1985): Hooked Setae and Narrow Tubes: Foretarsal Pollen Collection by *Trimeria buyssoni* (Hymenoptera: Masaridae). — J. Kans. Entomol. Soc. **58**: 730-732.

NIELSEN E.T. (1932): Sur les habitudes des Hyménoptères aculéates solitaires: II (Vespidae etc.). — Ent. Medd. **18**: 84-174.

O'NEILL K.M. (2001): Solitary wasps.. — Cornell University Press, Ithaca, London: 1-406.

OLBERG G. (1959): Das Verhalten der solitären Wespen Mitteleuropas (Vespidae, Pompilidae, Sphecidae). — VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin: 1-401.

OSTEN T. (1982): Vergleichend-funktionsmorphologische Untersuchungen der Kopfkapsel und der Mundwerkzeuge ausgewählter „Scolioidea" (Hymenoptera, Aculeata). — Stutt. Beitr. Naturk. Ser. A (Biol.) **354**: 1-60.

OSTEN T. (1988): Die Mundwerkzeuge von *Proscolia spectator* DAY (Hymenoptera: Aculeata). Ein Beitrag zur Phylogenie der „Scolioidea". — Stutt. Beitr. Naturk. Ser. A (Biol.) **414**: 1-30.

PARKER F.D. (1966): A revision of the North American species in the genus *Leptochilus* (Hymenoptera: Eumenidae). — Misc. Publ. Ent. Soc. Am. **5**: 151-229.

PARKER F.D. (1967): Notes on the nests of three species of *Pseudomasaris* ASHMEAD (Hymenoptera: Masaridae). — Pan-Pac. Entomol. **43**: 213-216.

PIEK T. (1988): Variation in some scoliid wasps of the French Mediterranean coast (Hymenoptera: Scoliidae). — Ent. Ber. **48**: 37-43.

POINAR G. Jr. (2005): Fossil Trigonalidae and Vespidae (Hymenoptera) in Baltic Amber. — Proc. Entomol. Soc. Wash. **107**: 55-63.

RASNITSYN A.P. (1993): Archaeoscolinae, an extinct subfamily of scoliid wasps (Insecta: Vespida = Hymenoptera: Scoliidae). — J. Hym. Res. **2**: 85-95.

RICHARDS O.W. (1962): A revisional study of the masarid wasps (Hymenoptera, Vespoidea). — British Museum (Natural History), London: 1-294.

RICHARDS O.W. (1963): The species of *Pseudomasaris* ASHMEAD (Hymenoptera: Masaridae). — Univ. Calif. Publ. Entomol. **27**: 283-310.

RONQUIST F. (1999): Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): The state of the art. — Zool. Scripta **28**: 3-11.

ROUBAUD E. (1910): The natural history of the solitary wasps of the genus *Synagris*. — Annual report of the Smithsonian Institution: 507-525, pls. 1-3.

SCHMITZ J. & R.F.A. MORITZ (1998): Molecular phylogeny of Vespidae (Hymenoptera) and the evolution of sociality in wasps. — Mol. Phyl. Evol. **9**: 183-191.

SCHMITZ J. & R.F.A. MORITZ (2000): Molecular evolution in social wasps. — In: AUSTIN A.D. & M. DOWTON (Eds), Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control. International Hymenopterists Conference (4th:, 1999: Canberra, A.C.T.), Collingwood / Australia, CSIRO: 84-89.

SCHREMMER F. (1959): Der bisher unbekannte Pollensammelapparat der Honigwespe *Celonites abbreviatus* VILL. (Vespidae, Masarinae). — Z. Morph. Ökol. Tiere **48**: 424-438.

SCHWERDTFEGER F. (1978): Lehrbuch der Tierökologie. — Pareys Studientexte, Parey Verlag, Hamburg: 1-384.

SNELLING R.R. (1986): The taxonomy and nomenclature of some Australian paragiine wasps (Hymenoptera: Masaridae). — Contr. Sci. **378**: 1-19.

SPRADBERY J.P. (1973): Wasps. — Sidgwick & Jackson, London: 1-408.

STEINBERG A.M. (1962): Scoliidae (Hym.). — Fauna der UdSSR **13**, Moskau: 1-185.

TEPEDINO V.J. (1979): Notes on the flower-visiting habits of *Pseudomasaris vespoides* (Hymenoptera: Masaridae). — Southwest Naturalist **24**: 380-381.

TORCHIO P.F. (1970): The ethology of the wasp *Pseudomasaris edwardsii* (CRESSON), and a description of its immature forms. — Contr Sci **202**: 1-32.

TROSTLE G.E. & P.F. TORCHIO (1986): Notes on the nesting biology and immature development of *Euparagia scutellaris* CRESSON (Hymenoptera: Masaridae). — J. Kans. Entomol. Soc. **59**: 641-647.

TURILLAZZI S. (1991): The Stenogastrinae. — In: ROSS K.G. & R.W. MATTHEWS (Eds), The Social Biology of Wasps, Cornell University, Ithaca: 74-98.

WEAVING A.J.S. (1994): Nesting behaviour in three Afrotropical trap-nesting wasps, *Chalybion laevigatum* (KOHL) *Proepipona meadewaldoi* BEQUAERT and *Tricarinodynerus guerinii* (SAUSSURE), (Hymenoptera: Sphecidae, Eumenidae). — The Entomologist **113**: 183-197.

WENZEL J.W. (1990): A social wasp's nest from the Cretaceous period, Utah, USA, and its biogeographical significance. — Psyche **97**: 21-29.

WENZEL J.W. (1991): Evolution of nest architecture. — In: ROSS K.G. & R.W. MATTHEWS (Eds), The Social Biology of Wasps-Cornell University, Ithaca: 480-519.

WENZEL J.W. (1992): Behavioral homology and phylogeny. — Annu. Rev. Ecol. Syst. **23**: 361-381.

WEST-EBERHARD M.J. (1978): Polygyny and the evolution of social behaviour in wasps. — J. Kans. Entomol. Soc. **51**: 832-856.

WILLIAMS F.X. (1927): *Euparagia scutellaris* CRESSON, a Masarid wasp that stores its cells with the young of a curculionid beetle. — Pan-Pac. Entomol. **4**: 38-39.

ZUCCHI R., YAMANE S. & F. SAKAGAMI (1976): Preliminary notes on the habits of *Trimeria howardi*, a neotropical communal wasp, with description of the mature larva (Hymenoptera: Vespoidea). — Insect. Matsum. NS **8**: 47-57.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Volker MAUSS
Staatliches Museum für Naturkunde
Abt. Entomologie
Rosenstein 1
70191 Stuttgart, Germany
E-Mail: volker.mauss@gmx.de